Die Neubildung des Peristoms bei der Teilung von *Bursaria truncatella*

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Otto Schmähl
aus Gr. Nädlitz b. Breslau

Hierzu 24 Textfiguren und 6 Tafeln

Jena
Gustav Fischer
1926

Die Neubildung des Peristoms bei der Teilung von *Bursaria truncatella*

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Otto Schmähl
aus Gr. Nädlitz b. Breslau

Hierzu 24 Textfiguren und 6 Tafeln

Jena
Gustav Fischer
1926

Von der Philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 16. Dezember 1925.

Referent: Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. **E. Korschelt.**

Nachdruck aus dem
Archiv für Protistenkunde Bd. 54 1926.
Herausgegeben von M. Hartmann in Berlin-Dahlem und A. Pascher in Prag.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung: Historischer Überblick und Fragestellung 360
Material und Untersuchungsmethoden 365
1. Biologisches zur Teilung von *Bursaria truncatella* 366
a) Teilung bei Zimmertemperatur und günstigen Nahrungsbedingungen 366
b) Einwirkung niedriger Temperatur auf die Teilung 369
c) Einfluß der Nahrungsbedingungen auf die Teilung 371
d) Im Dunkeln isolierte Tiere und ihre Teilung 373
2. Bau des Peristoms 375
a) Peristomhöhle 376
b) Adorale Wimperzone 376
c) Peristomband 376
d) Septum 377
e) Mundspalte 378
3. Der feinere Bau von *Bursaria truncatella* 380
a) Ectoplasma 381
b) Cilien und Membranellen 381
c) Entoplasma und Plasmaeinlagerungen 383
d) Der Kernapparat 386
4. Die Vorbereitung zur Teilung 388
a) Rückbildung des alten Peristoms 388
b) Anlage des Peristoms für den vorderen Sprößling 390
c) Anlage des Peristoms für den hinteren Sprößling 391
d) Veränderungen am Plasma und am Macronucleus unter gleichzeitiger Neubildung und Resorption des Wimperkleides 393
5. Der Durchschnürungsvorgang 401
a) Veränderungen an den Peristomanlagen 401
b) Verhalten des Macronucleus während der Durchschnürung . . . 402
c) Dauer des Durchschnürungsaktes 403

Seite
6. Die Ausbildung des Peristoms nach der Durchschnürung 403
a) Einsenkung der Peristomhöhle 404
b) Entstehung des Septums 405
c) Bildung des Peristombandes und der Mundspalte 406
d) Dauer der Teilung 406
7. Erörterungen und Schlußfolgerungen 408
8. Peristomneubildung bei künstlicher Teilung 410
a) Methode 411
b) Beschreibung der Versuche 411
1. Querschnitt durch die Mitte des Körpers 411
2. Querschnitte unterhalb des ventralen Ausschnittes und durch denselben 414
3. Entfernen eines Stückes ohne Peristomreste 416
4. Längsdurchschneidung und Durchtrennung in schiefer Richtung 417
5. Zerteilung des Individuums in mehrere Teilstücke 417
6. Regeneration kernloser Stücke 418
7. Abtrennung von Teilen ohne Verletzung des Macronucleus und des Peristoms 418
c) Diskussion 419
9. Zusammenfassung der Ergebnisse 423
Literaturverzeichnis 425
Tafelerklärung 429

Einleitung.

Historischer Überblick und Fragestellung.

Bei einer Erörterung der Frage nach der Neubildung des Peristoms bei den Ciliaten im allgemeinen müssen wir in Erwägung ziehen, daß im Leben der Infusorien mehrere Fälle möglich sind, die eine Regeneration des Mundapparates erfordern.

Bei der Teilung muß zum mindesten für den zweiten Teilsprößling ein neues Peristom gebildet werden, sofern das Peristom des Muttertieres vom vorderen Sprößling übernommen wird. Es können aber auch für beide Teilsprößlinge neue Peristome gebildet werden unter Rückbildung des alten.

Ferner muß sowohl nach der Conjugation als auch nach der Encystierung das Peristom neu gebildet werden, weil während und zum Teil nach der Conjugation sowie vor der Encystierung eine Rückbildung des alten Mundapparates stattfindet.

Zu den genannten drei Fällen wäre noch ein vierter hinzuzufügen. Es ist eine schon lange bekannte Tatsache, daß bei gewissen Depressionszuständen neben anderen Organellen auch das Peristom rückgebildet wird, um nach Überwindung desselben durch ein neues ersetzt zu werden. So kann *Stentor* (nach Balbiani 1891 und Johnson 1893) ganz unabhängig von natürlicher oder künstlicher Teilung mehrfach sein Peristom erneuern. Etwas Ähnliches berichtet Wallengren (1901) von *Holosticha* und Lund (1917/18) von *Bursaria truncatella*. Die Beobachtungen des zuletzt genannten Autors kann ich bestätigen. Die Tiere erwecken ganz den Eindruck, als ob sie zur Teilung oder Encystierung schreiten wollten. Doch tritt keine der erwähnten Möglichkeiten ein, sondern die rückgebildeten Organellen werden regeneriert.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß auch bei einer künstlichen Teilung ein neues Peristom angelegt werden muß.

Was nun im besonderen die Peristomneubildung bei der Teilung anlangt, so lauten die Ergebnisse der Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigen, sehr verschieden.

In seiner Arbeit „Über die Conjugation der Infusorien" 1889 widmet Richard Hertwig einige Seiten der Teilung von *Paramaecium* und spricht auch über die Neubildung des Peristoms. Er kommt dabei zu folgendem Ergebnis: „Das Cytostom des Muttertieres bleibt erhalten und geht in das Cytostom des vorderen Sprößlings über; das hintere Cytostom ist keine Neubildung, sondern ein Abkömmling des Muttercytostoms; indem es sich von diesem wie eine Knospe abschnürt, erhält die Teilung des *Paramaeciums* einige Ähnlichkeit mit Knospungsprozessen" (p. 206).

Zu einem ähnlichen Ergebnis war R. Hertwig bei seinen Untersuchungen über die Knospung von *Spirochona gemmipara* (1877 p. 162) gekommen.

Auf Grund dieser Befunde spricht Hertwig die Ansicht aus, „daß bei allen Infusorien das hintere Cytostom während der Teilung aus einer Ausstülpung des vorderen entsteht" (1889 p. 207). Obwohl er annimmt, daß auch der Wimperstreifen der neuen Cytostomknospe sich vom Wimperstreifen des alten Cytostoms abspaltet (p. 201), beschränkt er sich bei der Verallgemeinerung seiner Befunde auf die Mundöffnung.

Mit diesen Ergebnissen steht er in Widerspruch mit früheren Beobachtern. Das Problem der Teilung bei den Infusorien war wiederholt Gegenstand von Untersuchungen, doch herrscht gerade hinsichtlich der Peristom- und Cytostombildung bei diesen große Übereinstimmung. Sämtliche älteren Autoren lehren, wie R. Hertwig p. 206 angibt, daß das Cytostom des vorderen Tieres vom Muttertiere übernommen, das Cytostom für das hintere Tier dagegen neu gebildet wird. Speziell wurde eine solche Neubildung für *Paramaecium* behauptet, so auch von Bütschli in seinem großen Protozoenwerk in Bronn's Klassen und Ordnungen (1887/89, p. 1566). Andererseits wird aber von den älteren Beobachtern vereinzelt angegeben, daß andere neue Organellen durch Teilung aus den alten hervorgehen und zwar dann, wenn die betreffenden Organe nahezu die ganze Länge des Körpers erreichen.

So gehen die beiden adoralen Zonen der Sprößlinge bei *Aspidisca* nach Stein (1859 p. 123) aus der Durchschnürung der alten hervor. Eine ähnliche Teilung der Zone scheint nach Claparède-Lachmann, Balbiani und Bütschli nur noch für die *Vorticellinen* zu gelten (nach Bütschli 1887/89 p. 1565). Dagegen werden nach Stein (1859 p. 93) und Evertz (nach Bütschli 1887/89 p. 1565) auch bei diesen Infusorien die genannten Organellen nach Rückbildung der alten in jedem Sprößling neu angelegt.

Von besonderem Interesse ist die ältere Ansicht über die Neubildung des Peristoms bei denjenigen Ciliaten, deren Mundöffnung nahe am Hinterende liegt. Sie lautet dahin, „daß auch hier der Mund des hinteren Sprößlings sich neu anlegt, trotz der Lage des ursprünglichen. Dies geschieht aber dadurch, daß die Teilung durch ein ansehnliches Auswachsen des hinteren Körperendes eingeleitet wird, wobei der alte Mund seine Lage nicht verändert. Der Körper wird dabei auf das Doppelte verlängert, so daß der alte Mund nun in die Mitte der Ventralseite rückt. Nachdem die Durchschnürung ziemliche Fortschritte gemacht hat, legt sich ein neuer Mund am Hinterende des hinteren Sprößlings an“ (Bütschli 1887/89 p. 1566).

Jedenfalls herrschen bezüglich der Peristom- und Cytostombildung bei der Teilung der Infusorien nach Angabe der älteren Autoren verschiedene Verhältnisse, die sich, um im Sinne Stein's (1859 p. 92) zu sprechen, „ganz und gar nach der spezifischen Organisation des sich teilenden Tieres richten, also fast für jede Art auf eigentümliche Weise erfolgen muß“.

Es wurde eben darauf hingewiesen, daß R. Hertwig mit der Verallgemeinerung seiner Befunde im Widerspruch zu den früheren Autoren steht. Aber auch nach Aufstellung seiner These bezüglich der Cytostombildung scheint seine Ansicht von keinem Beobachter bestätigt worden zu sein.

Balbiani, der anfänglich die Lehre von einer Neubildung des Peristoms für den hinteren Sprößling vertreten hatte (1860[b] p. 81)[1]), sprach später, ohne sich auf Beobachtungen zu stützen, die Vermutung aus, daß das neue Peristom im Zusammenhang mit dem alten präexistierenden gebildet werde (1881 p. 322)[1]). Nachdem er aber selbst *Loxodes rostrum* auf diese Frage hin untersuchte, kam er zu einem gegenteiligen Ergebnis und sprach sich auch gegen Hertwig's Ansicht aus (1890 p. 430)[2]).

Als eine Neubildung faßt auch Schewiakoff die Anlage des Peristoms für den hinteren Teilsprößling bei *Glaucoma scintillans* auf (1889 p. 33).

Schuberg hebt in seiner Arbeit „Zur Kenntnis des *Stentor coeruleus*“ (1891 p. 227) hervor, daß Hertwig's Ansicht für die *Stentoren* nicht in Frage kommt.

Obwohl Johnson (1893) bezüglich der Peristombildung bei der Teilung von *Stentor* anderer Meinung ist als Schuberg, so stimmt er mit ihm doch darin überein, daß sowohl das Peristom als auch das Cytostom im zweiten Teilsprößling neu angelegt werden.

Auch aus Arbeiten früherer Autoren, die sich mit der Frage der Teilung bei *Stentor* befaßt haben, ist weder aus dem Text, noch aus den Abbildungen zu ersehen, daß ein direkter Zusammenhang zwischen der Anlage des Peristoms für den hinteren Sprößling und dem Peristom des Muttertieres besteht (Stein 1867 p. 220—271, Taf. V—VIII).

Wallengren hat bei *Heliochona*, einer Form, die der *Spirochona gemmipara*

[1]) Nach Hertwig (1889 p. 205).

[2]) Nach Schuberg (1891 p. 127) und Wallengren (1901 p. 40).

sehr nahe steht, bei der aber Hertwig zu demselben Ergebnis kam wie bei *Paramaecium*, nachgewiesen, daß kein Teil des Peristoms des mütterlichen Tieres auf den hinteren Sprößling übergeht (1895 p. 40).

Doflein führt in seinem Lehrbuch der Protozoenkunde *Spirochona gemmipara* als Beispiel für Knospung bei Infusorien an, deren „Spiraltrichter und Haftscheibe von der Knospe ganz neu gebildet werden müssen" (1916 p. 154).

Außerdem hat Wallengren die Vorgänge bei der Neubildung des Peristoms bei *Euplotes harpa* eingehend untersucht (1901). Er kommt zu folgendem Ergebnis: „Das Peristom des hinteren Teilsprößlings sowie die neue Mundöffnung werden unabhängig vom alten Peristom und dessen Mundöffnung neu angelegt. Auf dem vorderen Sprößling bleibt das Peristom des mütterlichen Tieres gewöhnlich erhalten. Bei den meisten *Hypotrichen* wird es jedoch mehr oder weniger erneuert. Das ganze Peristom wird dagegen bei *Holosticha rubra* auch für den vorderen Sprößling vollkommen neu gebildet und das alte zusammen mit dem vorderen Körperende resorbiert" (p. 54).

Mit diesen Befunden stützt Wallengren gleichzeitig Schuberg's Angaben über diese Frage bei *Euplotes patella* (1899 p. 288).

Andererseits werden Wallengren's Angaben neuerdings von Dembowska bestätigt (1925 p. 186).

Außer bei den erwähnten Formen hat man auch bei einigen anderen Infusorienarten festgestellt, daß R. Hertwig's Ansicht nicht allgemein gültig ist.

Für die *Ophryoscoleciden* gibt Schuberg an (1888 p. 409), daß die peristomale Zone im Innern des Körpers angelegt wird und hebt später (1891 p. 126) hervor, „daß keinerlei Beobachtungen vorliegen, welche an eine Entstehung des neuen Schlundes unter Beteiligung des alten denken ließen".

Eberlein bestätigt seine Befunde (1895).

Allerdings scheint nach Günther (1899 p. 560) bei *Ophryoscolex caudatus* und einer *Diplodinium*-Art das Peristom auf dieselbe Weise wie bei *Euplotes* und einigen anderen Infusorien durch eine frühzeitige Einsenkung von außen angelegt zu werden. Doch stimmen die zuletzt genannten Autoren darin überein, daß das neue Peristom ohne Beteiligung des alten entsteht.

Aus den angeführten Arbeiten erhellt, daß eine Verallgemeinerung bezüglich der Peristombildung bei der Teilung der Infusorien nicht angängig ist, sondern daß die schon eingangs (S. 362) erwähnte, von Stein vertretene Ansicht aufrecht zu erhalten ist.

Eine diesem Standpunkt entsprechende Ansicht scheint neuerdings auch Hertwig in seinem Lehrbuch zu vertreten. Er gibt an (1924 p. 201, 14. Aufl.): „Die alte Mundöffnung verbleibt im vorderen Teilsprößling, doch schnürt sich öfters von ihr eine Ausstülpung ab, welche am hinteren Sprößling sich zu einer neuen Mundöffnung entwickelt, sofern diese nicht vollkommen neu entsteht."

So ist also aus den bisherigen Untersuchungsergebnissen zu ersehen, daß bezüglich der Neubildung des Mundapparates bei der Teilung der Infusorien folgende Fälle möglich sind:

1. Im hinteren Teilsprößling kann er vollkommen neu angelegt werden (*Stentor, Euplotes*).

2. Er kann im Zusammenhang mit dem alten entstehen (*Paramaecium*).

3. Für den vorderen Teilsprößling kann das Peristom des Muttertieres übernommen werden. Es erfährt oft mehr oder weniger eine Reorganisation (*Paramaecium*, *Euplotes*).

4. Es wird auch für den ersten Sprößling unabhängig vom alten neu angelegt (*Holosticha*).

Einen weiteren Beitrag zu dieser Frage sollen die folgenden Untersuchungen liefern. Es soll versucht werden, in der Hauptsache die Entstehung des Peristoms bei *Bursaria truncatella* klarzulegen. Doch kann ich nicht umhin, auch einige andere Fragen, die mit der Teilung im Zusammenhang stehen, zu beleuchten.

Bursaria truncatella ist wegen des deutlichen und umfangreichen Peristoms ein besonders geeignetes Objekt zur Untersuchung der in Frage kommenden Verhältnisse. Es ist jedoch nicht leicht, die Veränderungen am Mundapparat zu verfolgen, wie sie sich vor, während und nach der Teilung vollziehen, was auf den komplizierten Bau desselben zurückzuführen ist.

Bisher sind nicht nur über dieses Problem, sondern auch über *Bursaria* im allgemeinen verhältnismäßig wenig Untersuchungen angestellt worden, was wohl seinen Grund darin hat, daß sie nicht überall vorkommt und dann auch nicht in solchen Massen wie beispielsweise *Paramaecium* oder *Stentor*.

Die ersten Angaben über Peristombildung bei *Bursaria* finden wir in der Arbeit von Brauer: „*Bursaria truncatella* unter Berücksichtigung anderer *Heterotrichen* und der *Vorticellinen*“ 1885. Jedoch handelt es sich hierbei nur um Peristomneubildung nach der Encystierung.

Dann hat Schuberg (1886) auf Grund der Brauer'schen Ausführungen und seiner eigenen Untersuchungen Vermutungen über die Ausbildung des Peristoms angestellt, um einige besondere Verhältnisse im Bau des Peristoms erklären zu können.

Ferner hat Prowazek (1899) in seinen Untersuchungen über die Conjugation der *Bursaria* einige Ausführungen über Peristombildung nach der Conjugation gegeben, die aber gegenüber den schon erwähnten Autoren nichts Neues bringen.

In der neueren Zeit war es Lund (1917/18), der in seiner der Morphogenese der *Bursaria* gewidmeten Arbeit einige Veränderungen während der Teilung angibt und dabei auch über Peristomneubildung spricht. Auf seine Darlegungen komme ich im Verlaufe der weiteren Ausführungen wiederholt zurück.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das den Untersuchungen zugrunde liegende Material stammt aus dem Teich des botanischen Gartens zu Marburg. Mittels eines an einem starken Draht befestigten Glases wurde in unmittelbarer Nähe der Ufers zwischen Wasserpflanzen geschöpft und hierbei vereinzelt *Bursarien* gefunden.

Kulturen wurden in der Weise angesetzt, daß etwas Laub und einige Wasserpflanzen (*Ceratophyllum*) mit dem nötigen Wasser in die Gläser gebracht wurden. Durch Abspülen der genannten Pflanzen in dem für die Kulturen bestimmten Wasser erhielt ich Cysten, die nach einigen Tagen im Zimmer ausschlüpften. In der angegebenen Weise wurden die Tiere von Ende September 1924 bis Oktober 1925 ohne Unterbrechung gehalten. Im Freien fand ich *Bursarien* vereinzelt vom Herbst bis Anfang Mai und dann wieder im September. Tiere, die sich in den angesetzten Kulturen encystierten, wurden durch Zusatz von Leitungswasser zum Schlüpfen veranlaßt. Auf diese Weise und durch die im folgenden Abschnitt angegebenen Züchtungsversuche hatte ich während meiner ganzen Untersuchungen andauernd lebendes Material zur Verfügung.

Die Tiere, im besonderen solche, die sich in Teilung befanden, wurden eingehend lebend studiert, und zwar sowohl freischwimmend in Uhrschälchen als auch unter dem mit Glasfäden unterstützten Deckglase. Letzteres ist insofern mit Schwierigkeiten verbunden, als die Tiere unter dem Deckglase lebhaft umherschwimmen. Untersuchungen im hängenden Tropfen waren bei weitem günstiger. Um über die Rück- und Neubildungsvorgänge ins klare zu kommen, wurden die Untersuchungen in weitestem Maße am lebenden Tier ausgeführt. Auch Vitalfärbungen mit Neutralrot und Methylenblau wurden zu diesem Zwecke ausgeführt. Zur Kontrolle der gewonnenen Resultate folgte ein eingehendes Studium an Totalpräparaten und Schnitten.

Zum Zwecke der Fixierung wurden sich teilende Tiere einzeln mit der Pipette gefangen und in die Konservierungsflüssigkeit gebracht. Normale Tiere wurden in größeren Mengen den Kulturen entnommen und mit der Fixierungsflüssigkeit übergossen. Als Fixierungsmittel wurde mit bestem Erfolg starke Flemming'sche Lösung verwendet. Auch Zenker's Gemisch wurde benutzt und ergab sehr befriedigende Resultate.

Für die Untersuchungen wurden sowohl von normalen Tieren

als auch von den verschiedenen Teilungsstadien zahlreiche Totalpräparate hergestellt. Sie wurden mit Pikrokarmin, Boraxkarmin und Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt. Bei Fixierung von Objekten mit starker Flemming'scher Lösung zum Zwecke der Herstellung von Totalpräparaten darf die Konservierungsflüssigkeit nur kurze Zeit einwirken. Das Material ist dann gut in Wasser auszuwaschen; denn eine Bräunung der Objekte durch die Osmiumsäure verhindert eine differente Färbung. Das mit Flemming'scher Lösung fixierte Material ergab mit Pikrokarmin gefärbt die besten Totalpräparate. Durch Osmiumsäure gebräunte Tiere ergaben ohne besondere Färbung sehr brauchbare Präparate zum Studium der allgemeinen Formverhältnisse.

Die wichtigsten Ergebnisse über die Peristombildung wurden an Längs- und Querschnitten von 2, 3 und 5 μ Dicke gewonnen. Die Überführung der verhältnismäßig großen Objekte in Paraffin bietet keine nennenswerten Schwierigkeiten. Die Objekte lassen sich auch gut mit dem Mikrotom in Schnitte zerlegen. Diese wurden vorzugsweise mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Auch die Dreifachfärbung nach Mallory ergab recht differente Färbungen und übersichtliche Bilder. Außer den angeführten Färbungen gelangten noch Safranin mit Nachfärbung von Lichtgrün, Methylgrün und Gallozyanin-Chromalaun zur Verwendung.

Die Figuren wurden mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates und eines Zeiss'schen Mikroskopes in der Höhe des Arbeitstisches entworfen und ausgeführt. Die Vergrößerung ist bei den einzelnen Figuren angegeben.

1. Biologisches zur Teilung von *Bursaria truncatella*.

a) Teilung bei Zimmertemperatur und günstigen Nahrungsbedingungen.

Ehe ich auf die Teilung von *Bursaria* eingehe, dürfte es von Interesse sein, einige biologische Beobachtungen mitzuteilen, soweit sie zur Teilung in Beziehung stehen.

In den für meine Untersuchungen angesetzten Kulturen traten die ersten Bursarien in den Monaten November bis Ende Januar in der Regel nach 8—10 Tagen auf. Fand ich die ersten Tiere auch nur vereinzelt und spärlich, so begann doch bald eine rasche Vermehrung und nach weiteren 10—14 Tagen enthielten die Kulturgläser tausende von Tieren. Trotzdem war es mir nicht möglich, eine genügende Anzahl von Teilungsstadien zu finden, wie ich sie zur Fixierung nötig hatte, sondern nur hin und wieder gelang es mir, sich teilende Tiere zu bekommen.

So war ich denn gezwungen, Züchtungsversuche anzustellen. Ich benutzte dafür Petrischalen, Uhrschälchen und ausgeschliffene Objektträger. Mit Hilfe der ersteren stellte ich kleine Kulturen her, indem ich Wasser und etwas von dem Pflanzenmaterial den Infusionen entnahm. Diese Züchtungsversuche gelangen im großen und ganzen gut. Die Tiere wurden hauptsächlich mit *Urozentrum turbo, Stentor* und *Frontonia* gefüttert. Schwierigkeiten machte die Fütterung keinesfalls; denn *Bursaria* ist im allgemeinen nicht wählerisch. Sie gehört zu den Raubinfusorien. Als Nahrung dienen ihr der bei weitem größte Teil der Protozoen und von kleinen Metazoen besonders Rotatorien. Steht ihr reichlich aus den verschiedensten Tieren bestehende Nahrung zur Verfügung, so trifft sie eine Auswahl. Ich fand, daß die oben angeführten Infusorien von ihr bevorzugt werden. Bei Nahrungsmangel nimmt sie selbst pflanzliche Kost zu sich: Algen, besonders Diatomeen. Wenn überhaupt eine Schwierigkeit in der Züchtung von *Bursaria* besteht, so liegt sie höchstens darin, die genügende Menge von Nahrungstieren zu finden; denn sie ist ungemein gefräßig.

Wenn es sich darum handelte, einzelne Tiere oder Teilungsstadien zur genaueren Beobachtung zu isolieren, benutzte ich Uhrschalen und ausgeschliffene Objektträger.

Wie oft und in welchen Zeiträumen sich *Bursaria truncatella* bei reichlicher Nahrung und günstiger Temperatur teilt, geht aus der Tabelle A hervor.

Ein Tier wurde in einer Uhrschale isoliert. Täglich führte ich ihm und den aus Teilungen hervorgegangenen Individuen 1—2 mal Nahrung zu; auch bekamen sie jeden Tag frisches Kulturwasser.

Tabelle A.

Temperatur 18°—20° Celsius.

Datum	Zeit	Individuen
23. Nov.	7 Uhr abends	1
24. „	9,30 „ vormittags	2
25. „	9,15 „ „	4
26. „	9,45 „ „	8
27. „	9,30 „ „	12
28. „	9,50 „ „	19
29. „	9,15 „ „	30
30. „	12 „ mittags	65
1. Dez.	12 „ „	123
2. „	12 „ „	schätzungsweise 200—250
3. „	12 „ „	„ 400—500
4. „	12 „ „	Die ersten Conjugationen.

Bei der angegebenen Temperatur und unter günstigen Nahrungsbedingungen teilen sich also die Tiere innerhalb 24 Stunden einmal.

Ich habe derartige Versuche in großer Zahl angestellt. Die angeführte Tabelle wie auch die folgenden Zahlen sind nur charakteristische Auszüge aus meinen Tagebuchaufzeichnungen über die Züchtungen. Alle Versuche zeigen im wesentlichen dasselbe Bild. Nach einer Periode rascher Vermehrung durch Teilung traten Conjugationen auf. Damit hörten sofort die Teilungen auf. Nur beim Auftreten der ersten Conjugationspärchen fand ich noch ganz vereinzelt Teilungsstadien. In demselben Verhältnis wechselten Perioden ungeschlechtlicher Fortpflanzung und Conjugationen auch in den großen Kulturgefäßen ab. Nach beendeter Conjugation trat ein Ruhestadium ein. Die Tiere encystierten sich.

Bei solch speziellen Untersuchungen, wie sie hier an *Bursaria truncatella* vorgenommen wurden, treten natürlich gelegentlich auch andere Erscheinungen im Leben des Untersuchungsobjektes auf, die mit der vorliegenden Fragestellung in keinem direkten Zusammenhange stehen. Es wird jedoch von allgemeinem Interesse sein, auch solche gelegentlichen Beobachtungen, soweit sie etwas Neues bieten, mitzuteilen.

Das in der jüngst veröffentlichten Arbeit von Dogiel (1925) erneut behandelte Problem über „Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien“ veranlaßt mich hervorzuheben, daß auch bei *Bursaria* in vielen Fällen ein deutlicher Unterschied in der Größe der beiden Conjuganten festzustellen ist. Doch zeigt sie insofern Ähnlichkeit mit *Chilodon*, als eine ausgesprochene Differenzierung erst nach der Vereinigung der Conjuganten entsteht. Andererseits gilt auch für *Bursaria*, was bisher von anderen Formen bekannt ist (*Stentor*, *Paramaecium putrinum*), daß diese Differenzierung zwischen den Partnern nur bei einem gewissen Prozentsatz der Pärchen auftritt.

Dogiel verallgemeinert seine Untersuchungsergebnisse an *Ophryoscoleciden* und *Cycloposthiden* dahin, „daß bei sämtlichen Ciliata ein auch im morphologischen Sinne ganz abgesondertes Stadium der Geschlechtstiere oder Präconjuganten existieren muß, obwohl morphologische Unterschiede solcher Individuen von neutralen Tieren auch sehr gering sein können“ (1925 p. 405).

Die Tatsache, daß nach einer Zeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch Teilung stets Conjugation eintritt, obwohl den Kulturen dauernd frisches Wasser und reichlich Nahrung zugeführt wurde, spricht für die Ansicht, die schon Balbiani ausgesprochen hat, und die von Dogiel in der vorhin erwähnten Arbeit wieder

aufgegriffen wurde, daß im Leben der Infusorien regelmäßig ungeschlechtliche, durch Teilung sich fortpflanzende, und geschlechtliche Generationen, die gleichsam den Abschluß der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bilden, miteinander abwechseln. Der Eintritt der Conjugation bildet somit den Abschluß einer Epoche im Lebenscyclus der Infusorien, in welcher die Teilung die allein herrschende Form der Vermehrung bildete (1860a p. 1191—95). Nach Balbiani und Dogiel (1925 p. 435) haben wir es also bei den Infusorien mit einem Generationswechsel zu tun.

In den Vorfrühlingsmonaten, Mitte Februar bis Ende April, zeigten sowohl die Kulturen als auch die Züchtungen ein anderes Bild als im Winter. Das vegetative Leben der *Bursarien* dauerte insofern länger, als Teilungen viel seltener waren, als für die Wintermonate angegeben wurde. Conjugationen traten merkwürdigerweise überhaupt nicht auf, selbst dann nicht, wenn ich das Kulturwasser in den Züchtungsschalen nicht dauernd erneuerte. So hielt ich die Tiere wochenlang. Einige encystierten sich, und schließlich wurde der Cyclus in der Kultur dadurch zum Abschluß gebracht, daß alle Tiere in den Cystenzustand übergingen.

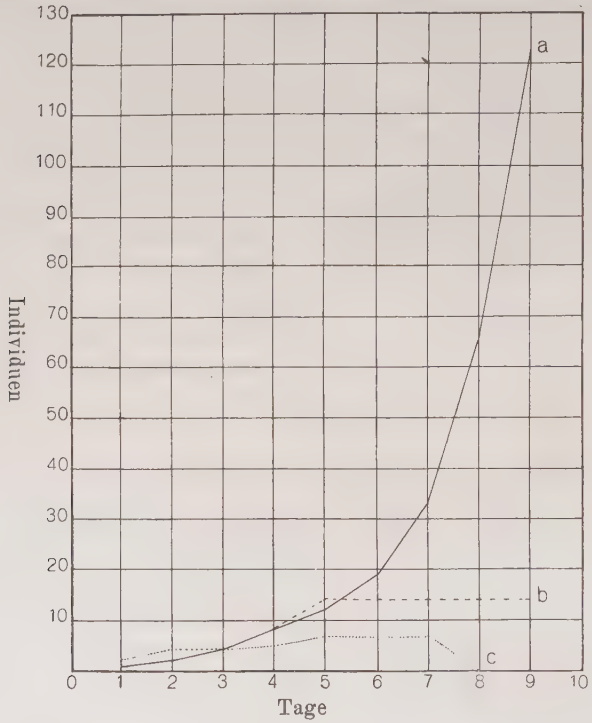
b) Einwirkung niedriger Temperatur auf die Teilung.

Es liegt nahe, daß die Temperaturverhältnisse für die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung von wesentlichem Einfluß sind. Um nachzuprüfen, wie die *Bursarien* hinsichtlich ihrer Teilung auf Kälte reagieren würden, isolierte ich Tiere in einem kalten Raume, aber unter ebenso guten Nahrungs- und Wasserbedingungen, wie vorhin angegeben wurde. Ein Vergleich der angeführten Zahlen der Tabelle B mit denjenigen der ersten Tabelle zeigt auffallend die Unterschiede in bezug auf die Teilung von *Bursaria* sowohl als auch auf den Abschluß der Teilungsphase.

Tabelle B.

Datum	Zeit	Individuen	Temperatur
7. Dez.	12 Uhr mittags	1	7° Celsius
8. „	9,30 „ morgens	2	7° „
9. „	9,30 „ „	2	6° „
10. „	9,30 „ „	2	6° „
11. „	11 „ „	4	4° „
12. „	9,45 „ „	4	4° „
13. „	9,45 „ „	4	4° „
14. „	10 „ „	2 u. 2 Cysten	4° „
15. „	11 „ „	4 „	5° „

Zur besseren Veranschaulichung der Unterschiede bei der Teilung von *Bursaria* unter den verschiedenen Bedingungen wurde auch die graphische Methode gewählt. Die Abszisse gibt die aufeinanderfolgenden Tage, die Ordinate die Zahl der durch Teilung hervorgegangenen Individuen an. Ein Vergleich der Teilungskurven a und b in Textfig. A veranschaulicht den Unterschied der Teilungen



Textfig. A. Teilungskurven.
a) Kurve von einem bei Zimmertemperatur (18—20° C) und günstigen Nahrungsbedingungen isolierten Tier. b) Kurve von einem bei niedriger Temperatur (4—7° C) isolierten Tier. c) Kurve von hungernden Tieren.

bei verschiedenen Temperaturbedingungen recht deutlich. Bei erhöhter Temperatur steigt die Kurve (a) bis zum 9. Tage. Am 10. Tage beginnen die Conjugationen, und damit hört die ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung auf. Bei niedriger Temperatur steigt die Kurve (b) ungefähr gleichmäßig mit der ersten bis zum 5. Tage, dann hören die Teilungen auf. Die Tiere encystieren sich.

Auch diese Versuche wurden des öfteren angestellt. Sie ergaben immer wieder dasselbe Resultat. 6—10 Tage, nachdem die

Tiere isoliert wurden, begannen sie, je nach der Höhe der Temperatur, in den Cystenzustand überzugehen. Im allgemeinen zeigten sie im Gegensatz zu denjenigen im warmen Zimmer ein nahezu krankhaftes Aussehen. Sie lagen träge auf dem Boden der Schale, während die bei höherer Temperatur gehaltenen lebhaft umherschwammen. Auch nahmen sie wesentlich weniger Nahrung zu sich. In keinem Falle traten Conjugationen auf. In diesem Punkte sowie in der Tatsache, daß das vegetative Leben durch Encystierung zum Abschluß gebracht wird, besteht eine gewisse Übereinstimmung mit dem Verhalten der Tiere im Frühjahr. Eine Erklärung hierfür liegt in den Temperaturverhältnissen begründet; denn im Frühjahr hielt ich die Kulturen im ungeheizten Zimmer bei 12°—14° Celsius.

Im übrigen gelang es auch bei anderen Infusorien durch Kälteeinfluß sie zur Encystierung zu veranlassen. Ich denke an Hertwig's Versuche mit *Dileptus* (1903). Auch erhielt er eine um das Dreifache größere Zahl der auf einen Tag entfallenden Teilungen bei *Dilepten*, als er sie bei einer Temperatur von 19° in einen Brutofen von 25° brachte. Umgekehrt ging die Vermehrung rapid herunter, als die Tiere in kühle Temperatur (12° C) gebracht wurden (p. 57).

c) Einfluß der Nahrungsbedingungen auf die Teilung.

Es liegt in der Natur der Sache, daß die Nahrungsbedingungen für die Fortpflanzung eine große Rolle spielen. So berichtet Schuberg (1891 p. 223), daß *Stentoren* (*St. coeruleus*), die sich in Infusionen mit wenig Nahrung befanden, sich im Verhältnis zu solchen mit reichlicher Nahrung selten teilten. Andererseits fand bald eine ungeschlechtliche Vermehrung durch Teilung statt, wenn dieselben Tiere in gute Nahrungsbedingungen versetzt wurden.

Auch ich erzielte eine weit größere Anzahl von Teilungsstadien zu einer bestimmten Zeit, als bei gewöhnlicher Nahrungszufuhr, indem ich die Tiere in den Gläsern hungern ließ und dann plötzlich reichlich Nahrung zuführte.

Daß die Nahrungsbedingungen nicht allein ausschlaggebend für die Teilung sind, beweisen Versuche mit Tieren, die ich ohne Nahrung isolierte. Zunächst wurden einige Exemplare in Leitungswasser gebracht. Doch schon innerhalb der nächsten Stunden lösten sie sich auf. Darauf wurden andere in Kulturwasser gesetzt, das ich vorher mittels Fließpapier filtriert hatte. Ich bin mir wohl be-

wußt, daß auf diese Weise immerhin kleine Protozoen im Wasser verbleiben, die dann dem isolierten Tier als Nahrung dienen konnten. Doch in Anbetracht ihres großen Nahrungsbedürfnisses spielen diese winzigen Nahrungsmengen so gut wie keine Rolle; auch in diesem Falle wurde das Wasser von Zeit zu Zeit erneuert.

Tabelle C.

Temperatur 18°—20° Celsius.

Datum	Zeit	Individuen
25. Nov.	9,30 Uhr abends	2
26. „	9,30 „ morgens	4
27. „	9,45 „ „	4
28. „	9,30 „ „	3 u. 1 Teilung (5)
29. „	9 „ „	7
30. „	11,45 „ morgens	7 (5 im Volumen stark reduziert).
1. Dez.	11,45 „ „	7 (alle wesentlich klein)
2. „	11,45 „ „	alle Tiere aufgelöst.

Wider alles Erwarten teilten sich beide Tiere vom 1. zum 2. Tage, dann noch einmal ein Tier vom 3. zum 4. Tage, und vom 4. zum 5. Tage 2 Tiere. Sie enthielten naturgemäß keine Nahrungskörper, sahen infolgedessen hell und durchsichtig aus. Die aus der Teilung hervorgegangenen Tiere waren wesentlich kleiner als die zuerst isolierten Muttertiere. Auffallend war, daß von den am 6. Tage vorhandenen 7 Exemplaren 5 in ihrem Volumen gegenüber normalen Tieren sehr stark reduziert waren. Am 7. Tage wiesen alle Tiere diese Erscheinung auf und am 8. Tage waren sie alle aufgelöst. Während bei den vorher erwähnten Versuchen nach einer gewissen Zeit die Zahl der Individuen dieselbe bleibt und nur die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Conjugation oder Encystierung unterbrochen wurde, gingen die Tiere bei diesen nach einigen Tagen zugrunde. Die entsprechende Kurve (c, Textfig. A) weicht daher insofern von den ersten ab, als sie am 8. Tage auf Null fällt.

Die auffallende Erscheinung, daß auch hungernde Zellen sich zu teilen vermögen, ist schon lange bekannt. R. Hertwig hat diesbezügliche Beobachtungen bei Protozoen gemacht und war zu dem Resultat gekommen, „daß die Vermehrung der Protozoen nicht eine unmittelbare Funktion ihrer Ernährung sei, sondern daß bei ihr noch ein unbekannter Faktor mitwirke, der so mächtig ist, daß auch beim Ausbleiben der Nahrungsaufnahme Teilungen möglich sind“ (1903 p. 112).

Was die Größenunterschiede, welche durch Fütterungseinflüsse bedingt werden, anbetrifft, so war es ebenfalls R. Hertwig, der nachgewiesen hat, daß ein hungerndes *Actinosphaerium* von mittlerer Größe (0,5 mm) bis zu einer Größe von wenigen hundertstel mm schrumpfen kann, ehe es abstirbt (1903 p. 54). Eine enorme Veränderlichkeit der Größe unter diesen Bedingungen beobachtete derselbe Autor auch bei *Dileptus gigas* (1903 p. 54). Anders verhalten sich die verschiedenen *Paramaecium*-Arten. Hier ist die Variation in der Größe nicht so auffallend. Wallengren fand, daß die Dimension von Breite und Länge infolge von Hunger nicht einmal auf die Hälfte zurückgeht, bevor sie sterben (1902).

d) Im Dunkeln isolierte Tiere und ihre Teilung.

Obwohl sich die Tiere verhältnismäßig oft teilten, und man bei einer derart großen Individuenzahl demnach auch reichlich Teilungsstadien hätte finden müssen, gelang dies doch nur selten. Immer wieder waren die Tiere, die im Laufe des Tages noch keinerlei sichtbare Vorbereitungen zur Teilung zeigten, am nächsten Morgen geteilt. So lag denn die Vermutung nahe, daß sie sich hauptsächlich nachts teilten. Ich dehnte die Beobachtungen auch auf die Nachtstunden aus. Dabei fand ich wesentlich mehr Teilungsstadien als am Tage. So verdanke ich mein reichliches fixiertes Material fast ausschließlich den Nachtbeobachtungen, die sich auf alle Stunden erstreckten. Doch konnte ich nicht feststellen, daß bestimmte Stunden für die ungeschlechtliche Fortpflanzung besonders bevorzugt wurden. Die Tiere teilten sich zu allen Stunden bis in den Morgen. Es war also nie möglich, zu einem gewissen Zeitpunkt viele und zu einem anderen weniger Teilungen zu finden. Wenn sog. Teilungsepidemien auftraten, beispielsweise unmittelbar vor der Conjugation, fand ich auch am Tage reichlich Teilungen vor.

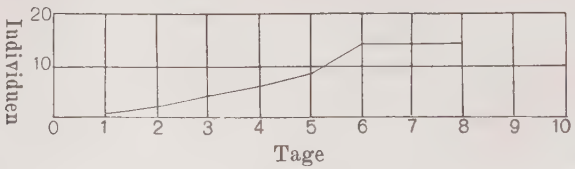
Um die Ursachen zu erforschen, die die *Bursaria* veranlassen, sich vorzugsweise nachts zu teilen, suchte ich zunächst ähnliche Bedingungen dauernd zu schaffen, wie sie nachts gegeben waren. Als beeinflussend konnte die Dunkelheit in Frage kommen; denn Nahrungs-, Wasser- und Temperaturbedingungen waren ja dieselben wie am Tage. So isolierte ich einzelne mit reichlicher Nahrung versorgte Tiere bei derselben Zimmertemperatur, wie sie für die Tabelle A angegeben ist, in einem dunklen Raume. Die Schalen wurden, wie aus der folgenden Tabelle zu ersehen ist, täglich zweimal am Morgen und abends kontrolliert.

Tabelle D.

Im Dunkeln isoliert. Temperatur 18°—20° Celsius.

Datum	Zeit	Individuen
7. Dez.	12 Uhr mittags	1
	7,30 „ abends	1
8. „	9,20 „ morgens	2
	7,30 „ abends	2
9. „	10 „ morgens	4
	9,30 „ abends	4
10. „	9,20 „ morgens	4
	7,30 „ abends	6
11. „	9,30 „ morgens	8
	7,30 „ abends	8
12. „	9,30 „ morgens	13 u. 1 in Encystierung
	7,30 „ abends	13 u. 1 Cyste
13. „	9,30 „ morgens	13 u. 1 „
	7,30 „ abends	12 u. 1 „ u. 1 in Encystierung
14. „	10 „ morgens	12 u. 2 Cysten
15. „	9,30 „ „	alle im Begriff sich zu encystieren
17. „	9,30 „ „	alle encystiert.

Obwohl die Tiere dauernd im Dunkeln waren, teilten sie sich auch vorwiegend nachts. Ein Vergleich der Zahlen in der letzten Tabelle mit den vorhergehenden zeigt eine gewisse Übereinstimmung der Tabellen D und B. Noch auffallender tritt sie hervor bei einem Vergleich der Teilungskurven Textfig. A b u. Textfig. B. Bei meinen Kulturen wirkten erniedrigte Temperatur und Dunkelheit in der gleichen Richtung. Beide veranlaßten *Bursaria* zur Encystierung.



Textfig. B. Teilungskurve von im Dunkeln isolierten Tieren.

Was bei anderen Infusorien schon mehrfach bemerkt worden ist, nämlich, daß die Teilung bei Tieren von sehr verschiedener Größe stattfinden kann, konnte ich bei *Bursaria* ebenfalls feststellen. So waren Exemplare in den Kulturen, die sich in bezug auf ihre Größe ziemlich auffällig von den anderen unterschieden. Sie vermehrten sich durch Teilung ebensogut wie diese. In fast allen Infusionen beobachtete ich, daß die ersten Tiere relativ klein waren. Es erfolgte dann eine rasche Vermehrung durch Teilung und gleichzeitig ein Wachstum der einzelnen Individuen, vorausgesetzt, daß die Nahrungsbedingungen gut waren. Im anderen Falle konnte ich

gerade das Gegenteil beobachten. Wenn die Tiere der erstgenannten Kulturen zur Conjugation schritten, hatten sie nahezu doppelte Größe.

Derartige biologische Untersuchungen in bezug auf die Teilungen sind bei *Bursaria truncatella* bisher nicht vorgenommen worden, wohl aber an anderen, der *Bursaria* nahestehenden Infusorien. So liegen ähnliche Ergebnisse hinsichtlich der Zahl der Teilungen, die ich für *Bursaria* feststellte, auch für *Stentor* vor. Nach Maupas und Schuberg (1891 p. 224) fand im geheizten Zimmer bei guter Ernährung ungefähr innerhalb 24 Stunden eine Teilung statt. Aus den angeführten Tabellen bei Johnson (1893 p. 535) geht dasselbe hervor.

2. Bau des Peristoms.

Zum Verständnis der Rück- und Neubildungsprozesse am Peristom bei der Teilung eines Infusors ist eine eingehende Kenntnis der allgemeinen Formverhältnisse desselben notwendig. Bei *Bursaria truncatella* weist das Peristom gegenüber anderen Infusorien einen komplizierten Bau auf. Für die Erkenntnis der Peristomverhältnisse bedeuten die Untersuchungen von Brauer (1885) und Schuberg (1886) einen wesentlichen Fortschritt gegenüber früheren Beobachtern. Indem ich auf die Arbeiten dieser Autoren verweise, kann ich mir eine weitgehende Beschreibung der Peristomverhältnisse ersparen. Sofern es sich aber um abweichende oder neue Befunde handelt, will ich diese klarzulegen versuchen.

Um eine plastische und genaue Vorstellung vom Peristom zu bekommen, und um eine Bestätigung der durch Untersuchungen an lebenden Objekten, Totalpräparaten, Längs- und Querschnitten erhaltenen Vorstellung zu erlangen, wurde eine *Bursaria* auf Grund einer vollständigen guten Serie von Querschnitten rekonstruiert. Ich hielt mich bei Herstellung des Modells im wesentlichen an die Angaben der im Literaturverzeichnis genannten Autoren und an K. Peter: „Die Methoden der Rekonstruktion“ (1906). *Bursaria* eignet sich gut zur Herstellung eines Plattenmodells, da sie sich bei der Fixierung nicht kontrahiert, wie es beispielsweise bei *Stentor* der Fall ist. Doch ist zu beachten, daß möglichst ein Objekt ohne Nahrungskörper oder höchstens mit wenigen kleinen Nahrungsvakuolen gewählt wird. Große Nahrungskörper verursachen Verschiebungen der adoralen Zone, drücken sie infolge ihrer Elastizität in die Peristomhöhle und verengen diese. Das Modell würde dann, wenn nicht gerade ein falsches, so doch ein anormales Bild vom Peristom ergeben.

a) Peristomhöhle.

Das große und kompliziert gebaute Peristom (Taf. 17 Fig. 1) fällt bei Betrachtung einer lebenden *Bursaria* schon bei schwacher Vergrößerung ins Auge. Es hat die Form eines „Trinkhornes“ und durchzieht in einer halben wendeltreppenartigen Windung nahezu den ganzen Körper. Die anfangs weite Peristomhöhle (Taf. 17 Fig. 1 ph u. Textfig. C ph) wird nach hinten enger und mündet mit einer Krümmung zur linken und schließlich zur dorsalen Seite tief im Körperinnern ins Entoplasma (Taf. 17 Fig. 1 u. Textfig. E md). Ihre Mündung ist im Verhältnis zur Öffnung äußerst klein. Diese wird einerseits durch die offene Vorderwand, andererseits durch einen tiefen, bis etwa in die Mitte des Körpers reichenden „ventralen Ausschnitt“ gebildet (Taf. 17 Fig. 1 va). Mitunter findet man Objekte, die im Verlaufe des hinteren Teiles des Peristoms Modifikationen aufweisen. Die wichtigsten Abweichungen hat Schuberg (1886 Taf. XX, Fig. 2—5 u. p. 340) dargestellt, so daß ich mir eine genaue Beschreibung derselben ersparen kann.

b) Adorale Wimperzone.

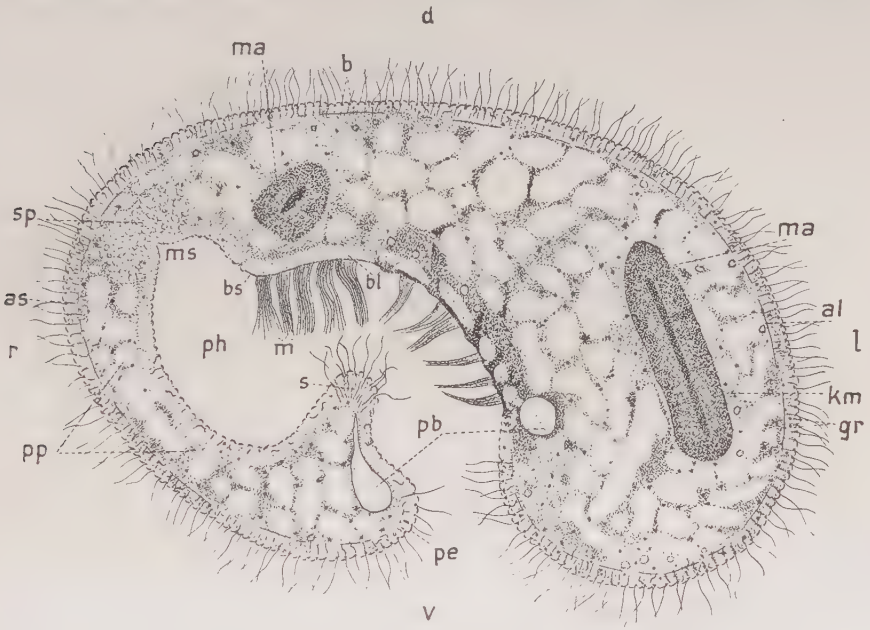
Auf der linken Seite der Peristomhöhle zieht sich die adorale Wimperzone hin (Taf. 17 Fig. 1 mz). Indem sie im vorderen Teil schmal beginnt, nach der Mitte zu breiter wird und sich im hinteren Teile wieder verjüngt, erstreckt sie sich durch die ganze Peristomhöhle, macht also die typischen Krümmungen derselben mit. Zwischen S-förmigen ectoplasmatischen Erhebungen der adoralen Zone, den „Querstreifen“ des Peristoms (Textfig. E u. F qus), entspringen die Membranellen, die die Form nahezu rechteckiger Plättchen haben (Textfig. C m). Sie sitzen homogenen Lamellen auf (Textfig. F bl), die ihrerseits wieder an dem von Schuberg entdeckten Peristomband inserieren (Taf. 17 Fig. 1 pb).

c) Peristomband.

Das Peristomband (Taf. 17 Fig. 1 pb) ist ein homogenes bandförmiges Gebilde, das, sich nach vorn beiderseits zuspitzend, um den ventralen Ausschnitt herumzieht. Am Peristomwinkel (Taf. 17 Fig. 1 pw) erreicht es seine größte Breite. Nach hinten gibt es einen sich zuspitzenden Fortsatz zur Stützung des Septums ab (Taf. 17 Fig. 1 hf u. Textfig. D hf). Im Zusammenhang mit den Basallamellen (Textfig. C bl) und dem Querband (Taf. 17 Fig. 1 qub) stellt das Peristomband einen elastischen Stützapparat für das Peristom dar.

d) Septum.

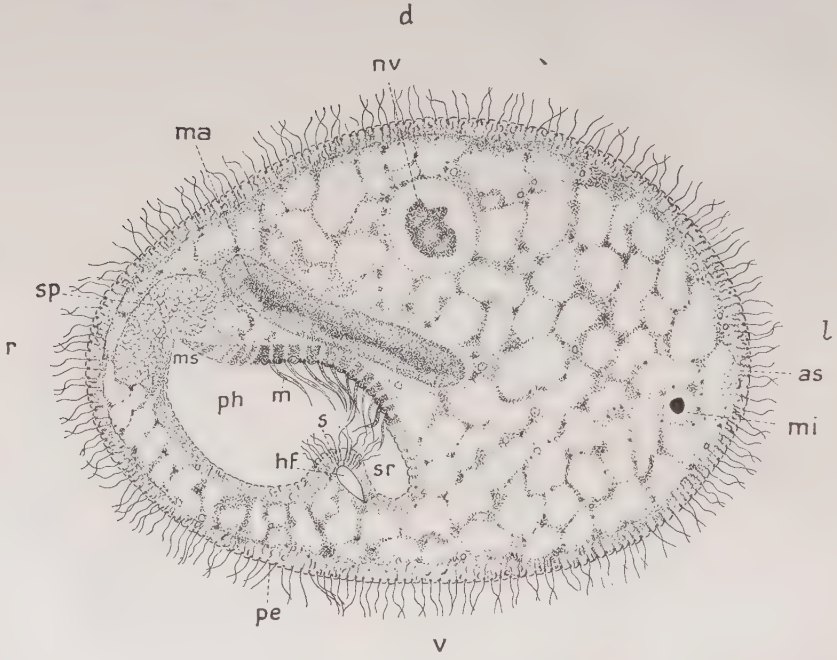
Der linke Rand der Peristomplatte (Taf. 17 Fig. 1 u. Textfig. C pp) bzw. der rechte Rand des ventralen Ausschnittes zieht sich als ventrales Septum in die Peristomhöhle (Taf. 17 Fig. 1, Textfig. C u. D s). Es ist, wie Schuberg im Gegensatz zu Brauer richtig erkannt hat, die direkte Verlängerung dieses Randes. Diese Verhältnisse wurden mir besonders durch das Rekonstruktionsmodell klar. Doch kann man auch an guten Totalpräparaten den richtigen Verlauf



Textfig. C. Querschnitt durch den mittleren Teil von *Bursaria* (unmittelbar vor dem Peristomwinkel). Vergr. $^3/_4$ · ca. 560.
al = Alveolarlamelle, as = Alveolarschicht, b = Basalkörperchen, bl = Basallamelle, bs = Basalsaum, gr = Granula, km = Kernmembran, m = Membranelle, ma = Macronucleus, ms = Mundspalte, pb = Peristomband, ph = Peristomhöhle, pe = Pellicula, pb = Peristomplatte, s = Septum, sp = Stomatoplasma, v = ventral, d = dorsal, l = links, r = rechts.

desselben erkennen. Brauer konnte auf Grund seiner Studien am normalen Tier leicht zu der Ansicht kommen, daß das Septum nicht die Verlängerung des hinteren Randes der Peristomplatte ist, sondern neben diesem hinabsteigt (1885 p. 8), denn die Peristomplatte zeigt in ihrem hinteren Teil die Tendenz zur Umwachsung des Septums (Textfig. C). Letzteres erscheint unmittelbar vor dem Peristomwinkel als dreikantig vorspringende Erhöhung (Textfig. C s),

die sich nach hinten mehr verflacht (Textfig. D s) und die rechtsseitige Begrenzung des Septalraumes bildet (Textfig. D sr). Schuberg (1886) führt als Beweis dafür, daß das Septum die direkte Fortsetzung des rechten Randes des Peristomausschnittes ist, seine Bewimperung im Gegensatz zu den übrigen Peristomwänden an. Hinzuzufügen wäre, daß vor allen Dingen die Art der Cilienbesetzung



Textfig. D. Querschnitt durch den hinteren Teil von *Bursaria* (unterhalb des ventralen Ausschnittes). Vergr. $^3/_4$ · ca. 560.
hf = hinterer Fortsatz des Peristombandes, mi = Micronucleus, nv = Nahrungsvakuole, sr = Septalraum.

im Septum dieselbe ist, wie auf dem ganzen linken Rande der Peristomplatte. Am Septum sowie an dem freien Teil des Peristomplattenrandes entspringen stets zwei Cilien aus einer Alveolarkante (Textfig. C u. D s); eine Tatsache, die H. N. Maier zuerst entdeckt hat (1903 p. 101), und die ich bestätigen kann.

e) Mundspalte.

An der tiefsten Stelle der dorsalen Peristomwand zieht eine rinnenartige Vertiefung durch die ganze Peristomhöhle bis zur Ausmündungsstelle (Taf. 17 Fig. 1, Textfig. C u. D ms). Diese von Schuberg als „Mundspalte“ bezeichnete Rinne ist von früheren Autoren schon

genau beschrieben worden (Stein 1867 p. 302, Brauer 1885 p. 307; Bütschli 1876, Tafelerklärung XI, Fig. 17, Schuberg 1886 p. 345). Doch hat sie bei jedem Forscher eine andere Erklärung gefunden.

Stein glaubte eine Zeitlang, „daß der Längskanal ein Spalt im Peristom und Schlunde sei, durch welchen die größeren Nahrungsstoffe in das Innenparenchym befördert würden“ (1867 p. 305). Er bezeichnet aber diese Deutung später als „irrige Annahme“ und sieht in ihr das „Wassersekretionssystem“ (1867 p. 305, Tafel XII, Fig. 8, Tafel XIII, Fig. 1 u. 2 g u. c). Bütschli (1876) sieht in dem Längskanal nichts weiter, als den optischen Durchschnitt der rechten und hinteren Seitenwand der Peristomhöhle. Brauer (1885) beschreibt eine rinnenartige Vertiefung „die Peristomrinne“ mit „isolierbaren Muskelfasern“, ohne jedoch eine physiologische Bedeutung derselben anzugeben. Schuberg endlich (1886 p. 345) hält die von Stein als „irrige Annahme“ bezeichnete Ansicht aufrecht und sieht in der rinnenartigen Vertiefung eine Mundspalte. Als Beweis führt er seine Querschnitte an. „Gerade an der Stelle, wo der Berechnung nach die Mundspalte liegen muß, findet sich auf den Querschnitten immer eine eigentümliche Einsenkung des durch seine besondere Struktur charakterisierten Ectoplasmas, und das gewöhnliche vakuoläre Entoplasma tritt hier zur Oberfläche, wie das ja bei einer Mundbildung bei Infusorien stets der Fall ist“ (p. 345). Durch diese Ansicht Schuberg's veranlaßt, haben spätere Autoren die ganze „Peristomrinne“ als Cytostom angesprochen (Lang 1913 p. 292, Blochmann 1895 p. 106). Diese Bezeichnung erscheint mir indessen nicht zutreffend. Schuberg gibt in seiner Arbeit (1886 p. 345) an, daß er nie Gelegenheit hatte, die Nahrungsaufnahme bei *Bursaria* zu beobachten. Er hätte dann wahrscheinlich seine Bezeichnung nicht aufrecht erhalten. Zur Klärung dieser Frage wurden von mir besondere Versuche angestellt. Bursarien, die ich vorher hungern ließ, wurden nur mit großen Nahrungstieren (*Stentor*, *Frontonia*) gefüttert. Dabei konnte ich in keinem Falle bemerken, daß diese unmittelbar durch die Mundspalte dem Entoplasma überführt wurden. Stets erfolgte eine Überführung der Nahrungstiere in das Entoplasma an der Mündung der Peristomhöhle. Gegen die Annahme, daß große Nahrungstiere direkt durch die Mundspalte in das Entoplasma gelangen, spricht auch die Tatsache, daß sich dieselbe an der tiefsten Stelle der dorsalen Peristomhöhlenwand befindet, und somit nur durch eine verhältnismäßig dünne Protoplasmaschicht von dem äußeren Alveolarsaum getrennt ist (Textfig. C ms). Schließlich ist es auch nicht das gewöhnliche

vakuoläre Entoplasma, welches hier an die Oberfläche tritt, wie Schuberg angibt, sondern die „Mundspalte“ wird in ihrer ganzen Länge von deutlich fester strukturiertem Entoplasma umgeben (Textfig. C u. D sp), das Maier (1903 p. 195) entsprechend der Bezeichnung „Mundspalte“ als „Stomatoplasma“ benennt.

Die Ansicht, daß an der Mündung der Peristomhöhle die Überführung der Nahrungstiere ins Plasma stattfindet, teilt auch Lund: „There is but one path of acceptance for both large and small particles“ (1914a p. 6). Er bezeichnet die betreffende Stelle als „the real mouth“ (1917/18 p. 133). In bezug auf die Darstellung der Mundspalte in seinen Figuren (1917/18) scheint ihm indessen ein Irrtum unterlaufen zu sein. In der ersten Figur auf Taf. I hat er wohl die Mundspalte eingezeichnet, bezeichnet sie aber merkwürdigerweise als „septum“, andererseits fehlt das eigentliche ventrale Septum. Auf Taf. II Fig. 18 stellt er in einem Querschnitt das Septum richtig dar, zeichnet aber weder die Mundspalte selbst, noch das dieselbe umgebende besonders differenzierte Stomatoplasma ein. Durch die bisherigen Untersuchungen konnte die physiologische Bedeutung der Mundspalte nicht einwandfrei klargestellt werden. Die verschiedene Färbbarkeit des Stomatoplasmas verschiedener Objekte bei derselben Fixierungs- und Färbemethode läßt vielleicht eine sezernierende Tätigkeit vermuten. Es färbt sich mit Eisenhämatoxylin nicht immer heller als das übrige Entoplasma, wie H. N. Maier (1903 p. 105) angibt; oft nimmt es mehr Farbe an, erscheint also wesentlich dunkler als dasselbe.

3. Der feinere Bau von *Bursaria*.

Es ist eine schon lange bekannte Tatsache, daß bei der Teilung der Infusorien nicht nur diejenigen Organellen eine Umwandlung bzw. Neubildung erfahren, die im Muttertiere in der Einzahl vorhanden sind, somit nur für den zweiten Teilsprößling neugebildet werden müßten, sondern es finden auch weitgehende Reorganisationen der Cilien und ihrer Modifikationen, bis zu einem gewissen Grade der Pellicula und Veränderungen im Plasma statt. Also auch diejenigen Teile, die vom Teilsprößling direkt vom mütterlichen Organismus übernommen werden, erfahren eine Umbildung. Wenn wir in Erwägung ziehen, daß nach der Teilung die Körpergröße des Individuums auf die Hälfte reduziert ist, so ist leicht einzusehen, daß die vorhin erwähnten, vom mütterlichen Organismus direkt überlieferten Organellen einer Umwandlung anheimfallen müssen, um den neuen Größen-

verhältnissen zu entsprechen. Wir wissen bereits aus früheren Arbeiten, daß einige dieser Organellen vollkommen resorbiert und dann durch entsprechende Neubildungen ersetzt werden. Das Verdienst, Klarheit in diese komplizierten Verhältnisse gebracht zu haben, kommt hauptsächlich Wallengren zu, der an mehreren hypotrichen Infusorien die Reorganisation des Wimperkleides untersuchte (1901). Um die Reorganisationsprozesse, die sich bei der Teilung abspielen, recht verstehen zu können, dürfte es angebracht sein, auch etwas genauer auf den inneren und feineren Bau von *Bursaria* einzugehen. Andererseits ist eine Beschreibung des feineren Baues notwendig, weil ich im Laufe meiner Untersuchungen manches beobachtet habe, was von den ausführlichen Beschreibungen früherer Autoren abweicht oder von ihnen gar nicht erwähnt worden ist.

In bezug auf die Kenntnisse vom feineren Bau der *Bursaria truncatella* sind besonders die Untersuchungen von Schuberg (1886) und H. N. Maier (1903) beachtenswert.

a) Ectoplasma.

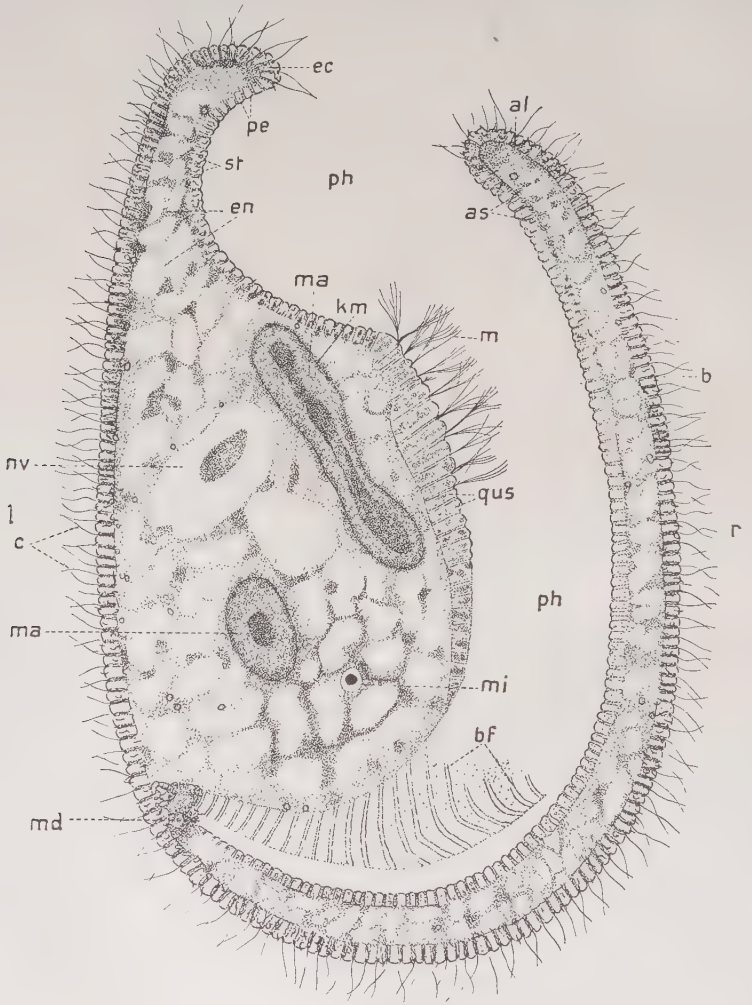
Der Körper ist von einer verhältnismäßig dicken Ectoplasmaschicht bedeckt, an der man deutlich Pellicula und Alveolarsaum unterscheiden kann (Textfig. C, D, E pe, as). Letzterer beteht, wie schon Bütschli feststellte, und spätere Beobachter (Schuberg 1886 p. 350, H. N. Maier 1903 p. 102, Kölsch 1902 p. 310) bestätigten, aus einer einfachen Schicht nahezu hexagonaler Waben.

Bei vielen Infusorien liegt unter der Alveolarschicht eine durch dichteren Bau und größere Festigkeit als das Entoplasma ausgezeichnete protoplasmatische Schicht, das Cortikalplasma. Letzteres fehlt bei *Bursaria truncatella*. An die sehr feine innere Alveolarlamelle (Textfig. E al) schließt sich unmittelbar das Entoplasma an. Da aber bei den Infusorien mit Cortikalplasma die Trychocysten, Basalkörperchen der Cilien, Myoneme und Basallamellen in ihm liegen, andererseits die erwähnten Gebilde, soweit sie bei *Bursaria* vorhanden sind, sich in der Alveolarschicht befinden, so ist diese der Alveolarschicht plus Cortikalplasma anderer Ciliaten gleichzusetzen, eine Auffassung, die auch von anderen Autoren für andere Formen vertreten wird (H. N. Maier 1903, Tönniges 1914).

b) Cilien und Membranellen.

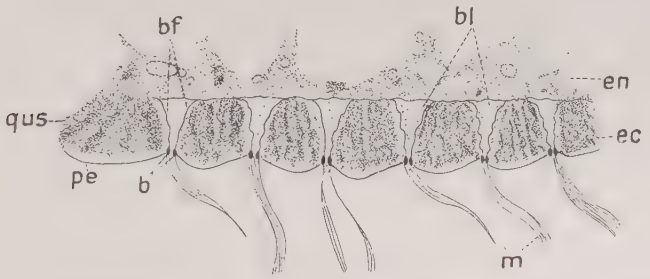
Die auf den äußeren verdickten Wänden der einzelnen Waben liegende Pellicula wird von den Cilien durchbrochen (Textfig. C—E). Die Frage nach den Beziehungen der Cilien und der Membranellen

zur Pellicula und Alveolarschicht wurde in eingehender Weise von H. N. Maier (1903) behandelt. Während er richtig erkannt hat, daß die Basalkörperchen der Cilien in den Wabenkanten liegen, ist ihm jedoch entgangen, daß diese nicht die Endpunkte des inneren Teiles der Cilien sind. Von ihnen gehen nach innen sehr feine Fibrillen ab. Sie sind mit Eisenhämatoxylin stärker tingierbar und färben sich tief schwarz. Besonders deutlich wahrnehmbar sind sie



Textfig. E. Frontalschnitt von *Bursaria truncatella* (von der dorsalen Seite aus geschnitten). Vergr. $^2/_3$ · ca. 560.
bf = Basalfibrillen, c = Cilie, ec = Ectoplasma, en = Entoplasma, md = Mündung des Peristoms, qus = Querstreifen des Peristoms, st = stäbchenförmige Gebilde.

auf Längsschnitten durch die Membranellenzone (Textfig. F bf). Sie liegen der Basallamelle auf (Textfig. F bl). Aus derselben Abbildung ist zu ersehen, daß jeder Basallamelle zwei Reihen von Basalkörperchen aufliegen, was auf eine Entstehung der Membranellen aus zwei Cilienreihen schließen läßt, eine Tatsache, die für *Bursaria* schon Schuberg (1886 p. 358) vermutete und H. N. Maier (1903 p. 101) bestätigte. Im allgemeinen zeigen Schnitte durch die adorale



Textfig. F. Längsschnitt durch die Membranellenzone bei stärkerer Vergrößerung. Vergr. $^4/_5$ · ca. 1700.

Zone eine Zerfaserung der Membranellen. Sie ist auf die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit zurückzuführen. Dann ist aber stets zu bemerken, daß zwei Cilienbüschel von der Schnittstelle der Basallamelle ausgehen, die beim lebenden Tier miteinander verklebt sind (Textfig. E m). Ein zweiter Beweis für die Entstehungsweise der Membranellen bei *Bursaria* aus zwei Cilienreihen ergibt sich aus Flachschnitten durch die Wimperzone. Auf diesen sind stets zwei nebeneinander liegende Reihen der durchschnittenen Basalfibrillen zu sehen (Textfig. E bf).

Die bilamellöse Struktur der Membranellen ist übrigens auch für andere Infusorien nachgewiesen worden (*Nyctotherus*, *Stentor*, *Spirostomum*, *Stylonychia*).

c) Entoplasma und Plasmaeinlagerungen.

Das Entoplasma weist beim normalen Tier zahlreiche unregelmäßige, große Vakuolen auf, die teilweise untereinander kommunizieren. Der Aufbau des Entoplasmas erscheint daher schwammartig. Der feinere Bau desselben jedoch, der bei genügend starken Systemen gut sichtbar wird, weist eine sehr feinwabige Struktur auf.

Das gesamte Plasma ist von einer großen Zahl feiner Körnchen durchsetzt, die verschiedene Größe aufweisen und mit Eisenhämatoxylin stark tingierbar sind (Textfig. C). Besonders deutlich treten

sie bei Gallocyanin-Chrom-Alaunfärbung hervor. Damit färben sie sich intensiver als das Chromatin und erscheinen dann tiefschwarz. Auch Schuberg (1886 p. 353) beschreibt zwischen den Längsstreifen auftretende Körnchen, die er sowohl am lebenden Tier als auch auf Schnitten wahrnehmen konnte. Auf letzteren scheinen sie ihm als dunkle „Pünktchen" stets in den Ecken der hexagonalen Alveolarwaben zu liegen. „Ob sie nun aber nur einfach die Querschnitte radiärer Fasern oder die verdickten Kanten von Waben sind", weiß er nicht zu entscheiden. Nach Bütschli (1887/89 p. 1262) bleibt es fraglich, „ob diese Erscheinung von Einlagerung diskreter körnerartiger Gebilde in die Alveolarkanten oder von bloßer Verdickung derselben herrührt". Ersteres ist ihm wahrscheinlicher. Kölsch (1902 p. 311) gibt nach Feststellung am lebenden Tier an, daß sie nichts von regelmäßiger Anordnung zeigen, sondern dicht aneinandergereiht durch die Kanten der Alveolarwaben verteilt sind. Seine Bemerkung, daß sie durchaus auf den Alveolarsaum beschränkt seien (p. 311), ist auf Grund seiner Beobachtungen am lebenden Tier verständlich, aber dennoch unzutreffend. Sie sind vielmehr, wie ich schon oben hervorhob, sowohl in der Alveolarschicht als auch im gesamten Entoplasma zu finden (Textfig. C). Wir haben es bei diesen Einschlüssen mit Granula zu tun, wie sie auch für zahlreiche andere Infusorien beschrieben sind (*Condylostoma*, *Vorticellinen*, *Stentor* nach Bütchli 1887/89 p. 1262, *Frontonia* nach Tönniges 1914 p. 314/15).

Neben den eben erwähnten granulaartigen Einlagerungen des Plasmas finden sich noch stäbchen- oder schleifenförmige Gebilde (Textfig. E st), über deren Bedeutung bisher noch sehr wenig Klarheit herrscht. Zum ersten Male erwähnt sie Prowazek (1898 p. 192). Bei seinen Vitalfärbungen mit Neutralrot spricht er von runden und länglichen, scharf konturierten Körnchen, die hart an der Oberfläche des Körpers lagern. H. N Maier (1903 p. 103) bestätigt diese Angaben und ergänzt sie dahin, „daß sich solche Körnchen über der ganzen Oberfläche und zwar auch in der Peristomeinsenkung gleichmäßig zerstreut vorfinden". Im Gegensatz zu Kölsch (1902 p. 323), der von „roten Tröpfchen" spricht, hat Maier richtig erkannt, daß es sich beim lebenden Tier um längliche stäbchenförmige Körperchen handelt, die er „trichocystenartige Gebilde" nennt. Da sie im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche in den Alveolarkanten eingebettet sind, erscheinen sie von oben gesehen als Tröpfchen oder Körnchen. Kölsch gibt an, daß bei anderen Tieren eine regelmäßige Anordnung fehlt. Ich kann diese Angabe dahin erweitern, daß das

Auftreten der fraglichen Gebilde individuell sehr verschieden ist. Während sie bei einigen Tieren in überaus großen Mengen auftreten, sind bei anderen nur verhältnismäßig wenige zu finden, um bei wieder anderen fast ganz zurückzutreten. Besonders häufig treten sie bei Individuen auf, die sich auf die Teilung vorbereiten, bzw. bei Teilungsstadien. Etwas Ähnliches scheint Prowazek (1899 p. 7) bei der Conjugation von *Bursaria* beobachtet zu haben. Er bemerkt, daß bei späten Conjugationsstadien zahlreiche Körnchen im Entoplasma auftreten. H. N. Maier glaubte zuerst, daß es sich um Trichocysten handeln könnte, und zwar deshalb, weil beim Zerfließen der Tiere Zerfallserscheinungen an den Gebilden auftreten, die an die Funktion der Trichocysten erinnern. Er gibt an, „daß sich die Stäbchen etwas verlängern und teilweise auch einrollen. Zuletzt erwecken sie den Eindruck aufgewundener Fäden, die mitunter zu einem gerade gestreckten Faden plötzlich ausschnellen“ (1903 p. 103). Er spricht sich aber dann in eingehender Weise gegen die Trichocystennatur der in Frage kommenden Stäbchen aus (p. 103 u. 104). Seine wesentlichsten Gründe sind folgende: „Die echten Trichocysten (*Prorodon*, *Paramaecium*) färben sich mit Neutralrot intra vitam nicht, sondern erst nach dem Absterben des Tieres schwach rosa. Dagegen nehmen die Körnchen bei *Bursaria* mit demselben Farbstoff eine intensiv dunkelrote Farbe an“. Es ist ihm ferner durch keinerlei Reagentien, welche bei Trichocysten ein Ausschnellen hervorrufen, gelungen, bei den fraglichen Gebilden eine ähnliche Wirkung zu erzielen. Kölsch (1902 p. 323) sieht die verschiedenen Umbildungsstadien der Stäbchen einfach als Verquellungsvorgänge an. Über die chemische Natur derselben konnte er nichts ermitteln. Er spricht die Vermutung aus, daß es sich um myelinartige Bildungen handeln könnte. Beide Autoren haben solche Formen sowohl eingehend beschrieben, als auch abgebildet (H. N. Maier 1903 p. 103, Taf. IV Fig. 9, Kölsch 1902 p. 323, Taf. XXVII Fig. 15—17). Auch meiner Überzeugung nach handelt es sich nicht um Trychocysten; denn ein Vergleich der Stäbchen mit echten Trichocysten, wie sie von Khainsky (1911) für *Paramaecium* und von Tönniges (1914) für *Frontonia* beschrieben werden, ergibt, daß sowohl ihre unregelmäßige Lage und Form, als auch das Fehlen einer deutlichen morphologischen Differenzierung gegen ihre Trychocystennatur spricht. Wie schon vorhin erwähnt, treten die Gebilde besonders häufig während der Teilung auf. Ich komme daher im Verlauf der weiteren Ausführungen auf dieselben zurück.

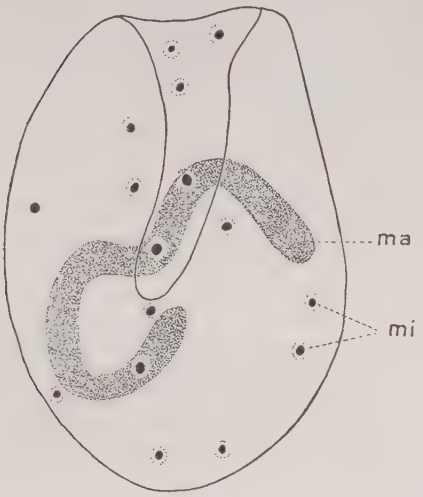
d) Der Kernapparat.

Wie viele andere Ciliaten ist *Bursaria truncatella* heterokaryot, besitzt einen Macronucleus und eine verhältnismäßig große Zahl von Micronuclei. Ausnahmsweise findet man auch Individuen mit zwei Großkernen (Textfig. H u. J).

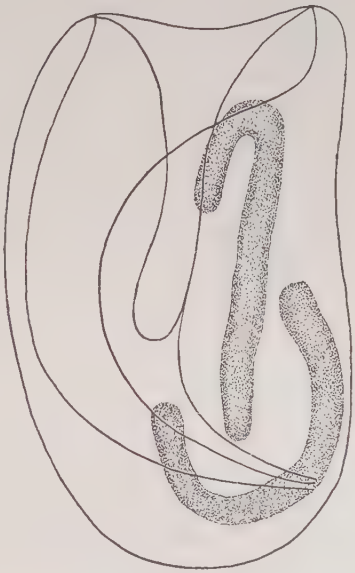
Der „bandförmige" Großkern (Taf. 17 Fig. 1 ma) hat entsprechend der Größe der *Bursaria* einen beträchtlichen Umfang. Seine Lage ist nicht konstant. Veränderungen derselben sind wohl in der Hauptsache auf die Zirkulation des Entoplasmas zurückzuführen. An zerfließenden Tieren kann der Macronucleus leicht isoliert werden. Er behält noch längere Zeit, nachdem das Plasma schon zerflossen ist, seine Form. Wie man an geeigneten Objekten schon im Leben erkennen kann, wird er von einer Membran umgeben, die auf Längs- und Querschnitten deutlicher hervortritt (Textfig. E km). Im Innern des Kernes kann man stark lichtbrechende Kügelchen verschiedener Größe von einer zähflüssigen Masse, in der sie eingebettet sind, unterscheiden. Das Chromatin des Kernes ist beim normalen Tier mitunter unregelmäßig verteilt. Während bei einigen Tieren die Dichte desselben überall gleich ist, findet man bei anderen in der Mitte eine dichtere Lage als am Rande (Textfig. E ma). Wie weit es sich hierbei schon um beginnende Kondensation des Chromatins als Vorbereitung zur Conjugation handelt, ist schwer zu sagen.

Die Micronuclei sind bei *Bursaria* stets in größerer Anzahl vorhanden, eine Erscheinung, die keinesfalls vereinzelt dasteht. So besitzt *Frontonia* (Tönniges 1914 p. 321) zumeist 4—8 Kleinkerne. Auch für *Bursella* (Schmidt 1921 p. 13) wird eine größere Zahl angegeben. Die Micronuclei sind an Totalpräparaten nicht leicht festzustellen, da ihre Zahl und Lage nicht konstant ist, und sie verhältnismäßig klein sind. Lund (1917/18 p. 6) gibt für *Bursaria* 9—15 Kleinkerne an. Prowazek (1899) zählte bis 18. Die Zahl kann jedoch noch größer sein, so konnte ich 20 und darüber feststellen. Doch glaube ich, daß solch hohe Zahlen von Micronuclei bei solchen Individuen vorkommen, die vor der Teilung stehen, und deren Kleinkerne sich bereits geteilt haben, während sonst noch keine sichtbaren Zeichen als Vorbereitung zur Teilung vorhanden sind. Ein Beispiel für die Verteilung der Micronuclei von *Bursaria* gibt Textfig. G. Die verschiedene Zahl von Kleinkernen bei derselben Form läßt sich nach Tönniges (1914 p. 321) dadurch erklären, daß die Verteilung, resp. die rechtzeitige Teilung derselben vor der Durchschnürung des Tieres nicht gleichmäßig stattzufinden scheint.

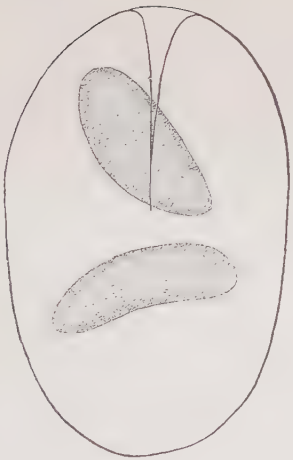
Für das Vorkommen und die Entstehung solcher vielkerniger Ciliaten gibt neuerdings Dogiel (1925) eine Erklärung. Er hält „die dauernd vielkernigen Infusorien wie *Bursaria*, *Stentor*, *Dileptus*,



Textfig. G.



Textfig. H.



Textfig. J.

Textfig. G. Verteilung der Micronuclei.

Textfig. H. *Bursaria truncatella* mit zwei Großkernen.

Textfig. J. *Bursaria* mit zwei Großkernen vor der Teilung.

Loxodes für solche Organismen, bei welchen eine Unterdrückung mehrerer metagamer Teilungen erfolgt ist, wobei die Individuen, welche als Resultat dieser Teilung entstehen sollten, zu einem einheitlichen, aber plurivalenten Organismus vereinigt bleiben".

4. Die Vorbereitung zur Teilung.

a) Rückbildung des alten Peristoms.

Bei der Teilung der Infusorien gehen den Neubildungsprozessen eigenartige Resorptions- und Umschmelzungsvorgänge voraus, durch welche die Organellen des Muttertieres eingeschmolzen und substantiell erneuert werden. Diese Umbildungen sind erforderlich, weil, wie schon früher erwähnt, die kleineren Tochtertiere Organellen brauchen, die zu ihrer Größe in einem richtigen Verhältnis stehen müssen. Je nach dem Grade der Differenzierung können sich die Resorptions- und Umbildungsvorgänge auf eine große Anzahl kompliziert gebauter Organellen erstrecken.

Bei *Bursaria truncatella* bestehen die ersten sichtbaren Zeichen, die auf eine bevorstehende Teilung hindeuten, in einer Rückbildung des alten Peristoms. Tiere, die sich teilen wollen, liegen verhältnismäßig ruhig mit der ventralen Seite auf dem Grunde der Schale. Bevor der Einschmelzungsprozeß beginnt, werden in der Regel noch die verbrauchten Nahrungskörper ausgestoßen. Dieser Einschmelzungsprozeß vollzieht sich von der tiefsten Stelle der dorsalen Peristomwand aus derart, daß zwischen Mundspalte und adoraler Zone das Plasma nach der ventralen und rechten Wand vordringt. Fig. 8 (Taf. 19) ist ein Querschnitt durch den vorderen Teil eines Stadiums, wie es in der Totalfig. 2 dargestellt ist. Er veranschaulicht die Ausfüllung der Peristomhöhle mit Plasma, läßt aber die ursprüngliche Größe derselben noch erkennen. Auffällig ist die Beobachtung, daß bei solchen Tieren von Zeit zu Zeit am ganzen protoplasmatischen Körper Kontraktionen stattfinden, die wahrscheinlich ein Vordringen des Plasmas in die Peristomhöhle bewirken und beschleunigen.

Da die Einschmelzung der Peristomhöhle ziemlich gleichmäßig vor sich geht, das Peristom in seinem hinteren Teil aber wesentlich enger ist als im vorderen, vollzieht sich die Rückbildung der einzelnen Teile des Peristoms von hinten nach vorn. Sie werden dabei in der Reihenfolge resorbiert, wie sie bei dem Einschmelzungsprozeß in Mitleidenschaft gezogen werden. Zunächst verschwindet die „Mundspalte“ (Textfig. C ms) unter gleichzeitiger Auflösung des Stomatoplasmas, das die Struktur des übrigen Plasmas annimmt. Dann beginnt die Einschmelzung der Peristomhöhle in der vorhin angegebenen Weise. Gleichzeitig erfolgt eine Reduktion der adoralen Zone, sowohl in der Breiten- als auch in der Längenausdehnung (vgl. Taf. 17 Fig. 1 u. 2). Die alten Membranellen werden in den in

Rückbildung begriffenen Teilen der peristomalen Zone vollkommen resorbiert, die homogenen Basallamellen (Textfig. C u. F bl) aufgelöst. Nach der Einschmelzung der Peristomhöhle erfolgt die Rückbildung des Septums (Textfig. C u. D s), dessen Cilien ebenfalls eine Resorption erfahren. Der als Stütze des Septums dienende hintere Fortsatz des Peristombandes (Textfig. D hf) wird aufgelöst. Erst nach Rückbildung des Septums erfolgt die Einschmelzung des Septalraumes (Textfig. D sr). Zuletzt tritt eine Auflösung auch der übrigen Teile des homogenen Peristombandes ein.

Da die Mündung des Peristoms an der tiefsten Stelle desselben im Körperinnern gelegen ist (Taf. 17 Fig. 1 u. Textfig. E md), wird sie gleich zu Beginn der Resorptionsprozesse in Mitleidenschaft gezogen. Eine Aufnahme von Nahrung oder Wasser ist daher während der Rückbildung nicht möglich.

Aus früheren Arbeiten sind uns ähnliche Verhältnisse bei anderen Infusorien bekannt. Nach Stein (1854 p. 27) wird das Vestibulum der Vorticellinen rückgebildet; ebenso hat er bei *Climacostomum virens* einen Verschluß des Peristoms festgestellt (1867 p. 213). Nach Wallengren (1901 p. 44) beschreibt Fabre-Domergue (1890) eine ähnliche Rückbildung bei *Philaster digitiformis*, und Wallengren selbst hat bei der Teilung der Urceolarinen gezeigt, „daß Oesophagus, Pharynx und das ganze Vestibulum verschwinden“ (1901 p. 44). Eine Rückbildung der Mundöffnung gibt derselbe Autor auch für *Stylonychia*, *Gastrostyla* und *Euplotes* an, bei denen das alte Peristom nicht direkt auf den vorderen Sprößling übergeht.

Nun vollziehen sich aber die Resorptionsprozesse bei *Bursaria* nicht so gleichmäßig, wie es nach den Ausführungen scheinen könnte. Die Gleichmäßigkeit der Rückbildung innerhalb der einzelnen Teile des Peristoms ist durch den Bau desselben bedingt. Während es sich im vorderen Teil des Peristoms nur darum handelt, einen weiten Hohlraum, die Peristomhöhle mit Plasma auszufüllen, stellt sich diesem Einschmelzungsprozeß im hinteren Teil und zwar schon vor dem Peristomwinkel das vorspringende Septum (Textfig. C s) entgegen. Erst nach Rückbildung des Septums kann, wie schon oben erwähnt, der Septalraum (Textfig. D sr) und dessen äußere Kommunikation (Textfig. C) mit Plasma ausgefüllt werden. Diese Verhältnisse machen es erklärlich, daß in der Mitte des Tieres noch eine Einsenkung, eben diese äußere Kommunikation des Septalraumes, vorhanden ist, nachdem schon im vorderen Teil die Peristomhöhle eingeschmolzen ist (Taf. 17 Fig. 3). Besonders gut läßt sich diese Komplikation an einem vor dem Peristomwinkel geführten Quer-

schnitt durch ein normales Tier veranschaulichen (Textfig. C). Die endgültige Rückbildung auch dieses letzten Restes des mütterlichen Peristoms in seinem hinteren Teil erfolgt, wenn schon die Längsstreckung des Tieres eingetreten ist (Taf. 18 Fig. 4).

b) Anlage des Peristoms für den vorderen Sprößling.

Bei dem eben beschriebenen Resorptionsprozesse des alten Peristoms erfahren sämtliche Teile desselben eine vollkommene Rückbildung mit Ausnahme der Peristomhöhle. Ein geringer Rest derselben (Taf. 17 Fig. 2 aph) bleibt in Form einer oberflächlichen Rinne als Anlage für die neue peristomale Höhle im vorderen Teilsprößling erhalten (vgl. Taf. 17 u. 18 Fig. 2—5 aph). Sie ist in ihrem vorderen Teil etwas tiefer und flacht sich nach hinten ab. In dieser Auffassung stimme ich mit Lund überein: „Dedifferentiation during normal division is never complete, a trace of the gullet and peristome always remaining. This I have called the anlage of the gullet" (1917/18 p. 3). Dagegen kann ich mich seiner Ansicht über die Rück- und Neubildung der Membranellenzone nicht anschließen. Zwar gehen auch meine Feststellungen bezüglich der Resorption der alten peristomalen Zone dahin, daß sie vollkommen rückgebildet wird. Doch ist aus Lund's Abbildungen (Taf. I Fig. 3—5) zu ersehen, daß die neue Membranellenzone für den vorderen Sprößling erst eine gewisse Zeit nach dem Verschwinden der alten auftritt. Obwohl ich mein Augenmerk auf diese Tatsache besonders gerichtet habe, kann ich seine Feststellungen nicht bestätigen. Ich konnte in keinem Falle eine Lücke zwischen dem Verschwinden der alten und dem Auftreten der neuen adoralen Zone feststellen. Vielmehr liegt der Fall so, daß, wie aus Taf. 17 Fig. 3 und Taf. 20 Fig. 10 hervorgeht, die neue Membranellenzone (nmz^1) neben der alten (amz) in Rückbildung begriffenen angelegt wird. Es handelt sich in den dargestellten Stadien um einen geringen Rest, der mit dem noch vorhandenen letzten Rest der Peristomhöhle in Verbindung steht. Die alte Zone verschwindet also in dem Maße, wie das Wachstum der neuen vor sich geht. Die neue Membranellenzone (nmz^1) reicht etwa bis in die Mitte des Muttertieres (Taf. 17 Fig. 3 und Taf. 18 Fig. 4), entspricht somit ungefähr der Länge des alten ventralen Ausschnittes.

Bei der Bildung des Peristoms im vorderen Tochtertier bestehen also insofern Beziehungen zum alten, als ein Rest der mütterlichen Peristomhöhle als Anlage für die neue peristomale Höhle erhalten bleibt. Was die Neubildung der adoralen Zone anbetrifft, so scheinen ebenfalls gewisse Beziehungen zur alten zu bestehen; da erstere

unmittelbar neben der alten auftritt, scheinen hier ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie sie Hertwig (1889 p. 166) für die Neubildung des Wimperstreifens am Peristom von *Paramaecium* nach der Conjugation beschreibt.

Wenn wir in Betracht ziehen, daß es sich nur um einen sehr geringen Rest lediglich der alten Peristomhöhle handelt, der als Anlage für die neue im vorderen Sprößling in Frage kommt, daß ferner alle übrigen Teile vom Peristom des Muttertieres vollkommen resorbiert und wieder neu gebildet werden, so erfährt das alte, jetzt für den ersten Teilsprößling in Frage kommende Peristom eine vollkommene Reorganisation und substantielle Erneuerung, d. h. im vorderen Tochterindividuum wird im Zusammenhang mit dem alten ein neues Peristom gebildet.

c) Anlage des Peristoms für den hinteren Sprößling.

Bevor die alte Membranellenzone die endgültige Rückbildung erfahren hat, und bevor eine Einschnürung zu bemerken ist, wird auch schon für den hinteren Teilsprößling die neue adorale Zone angelegt (Taf. 17 Fig. 3 nmz^2). Unterhalb des ventralen Ausschnittes erscheint an der Oberfläche des Körpers eine schmale Zone, in der die alten Cilien resorbiert werden und die sonst so charakteristische Alveolarschicht aufgelöst erscheint. Es erweckt ganz den Eindruck, als ob dadurch innerhalb dieser Zone das Entoplasma an die Oberfläche tritt. In ihr treten die zarten, jungen Membranellen auf und zwar in der für *Bursaria* eigentümlichen Anordnung (Taf. 17 Fig. 3). Wir haben es also hier mit der ersten Anlage der neuen adoralen Zone für das Peristom des hinteren Teilsprößlings zu tun.

Ob die jungen Membranellen ursprünglich als einzelne Cilien angelegt werden und erst sekundär verschmelzen, oder ob sie gleich als Plättchen entstehen, ist schwer zu entscheiden. Ersteres erscheint mir wahrscheinlicher. Am lebenden Objekt sind diese Verhältnisse kaum festzustellen. Das konservierte Material hat den Nachteil, daß durch Einfluß der Fixierungsflüssigkeit die Membranellen in die einzelnen Cilien aufgelöst werden. Nun kann man zwar an normalen Tieren und an späten Teilungsstadien wenigstens hin und wieder ganze oder annähernd ganze Membranellen finden. Bei sehr frühen Teilungsstadien dagegen fand ich innerhalb der Anlage der adoralen Zone die Membranellen stets als einzelne dicht aneinander stehende Cilien. Dafür spricht auch die isolierte Lage der Basalkörperchen der jungen Membranellen, die später mehr oder weniger zu einem Basalsaum verschmelzen.

So hätten wir also bezüglich der Bildungsweise der peristomalen Membranellen bei *Bursaria* ähnliche Verhältnisse, wie sie Wallengren sowohl für die Entstehung der Cirren als auch für die Bildung der Membranellen bei hypotrichen Infusorien annimmt (1901 p. 34).

Während des ganzen Teilungsaktes befinden sich die neuen Membranellen dauernd in einer gleichmäßigen, wogenartigen Bewegung, wie sie ähnlich bei *Stentor* von den jungen Wimpern innerhalb der Anlage des Peristoms für den hinteren Sprößling ausgeführt werden.

Die neue Peristomanlage liegt ganz oberflächlich. Fig. 9 (Taf. 19) ist ein unterhalb des ventralen Ausschnittes geführter Querschnitt durch ein frühes Stadium. Aus ihm erhellt ebenfalls, daß das neue Peristom (nmz^2) auch für den hinteren Sprößling schon angelegt wird, während das alte (ap) noch in Rückbildung begriffen ist. Da diese Anlage oberflächlich, zum Teil über dem in Rückbildung begriffenen alten Peristom liegt, kann man bei Lebendbeobachtungen leicht zu der irrigen Annahme kommen, daß sie mit diesem in einem direkten Zusammenhang steht. Querschnitte indessen, wie Fig. 9 (Taf. 19) einen darstellt, beweisen, daß keinerlei sichtbare Beziehungen zwischen der Anlage des Peristoms für den zweiten Sprößling und dem in Rückbildung begriffenen alten bestehen.

Was nun die Entstehung der Peristomhöhle in diesem Sprößling anlangt, so kann ich mich der Auffassung Lund's nicht anschließen. Wie derselbe Querschnitt, der durch den vorderen Teil der Anlage geführt ist, zeigt, ist noch keinerlei Einsenkung derselben zu erkennen. Diese erfolgt erst später während des Durchschnürungsaktes. Lund dagegen ist geneigt, auch für den hinteren Sprößling einen Rest der alten Peristomhöhle als Anlage für die neue anzunehmen. Das geht weniger aus seinem Text, als vielmehr aus seinen Abbildungen hervor. Auf Taf. I bezeichnet er in Fig. 3 g and g^2 als "remains of the gullet after differentiation". Für Fig. 4 gibt er folgende Erklärung: "g and g^2 are the same as a and a^2, the anlagen of the new gullet". Wahrscheinlich wurde er zu dieser Annahme dadurch veranlaßt, daß, wie schon vorher (S. 389) erwähnt, noch ein Rest des Septalraumes und seiner äußeren Kommunikation vorhanden ist, während der davor liegende Teil der Peristomhöhle schon eingeschmolzen ist. Wenn Lund's Ansicht richtig ist, dann müßte der in Frage kommende Rest der alten Peristomhöhle (Taf. 17 Fig. 3) auch auf den folgenden Stadien bestehen bleiben. Jedenfalls dürfte er dann nicht vollkommen verschwinden. Das Totalbild (Taf. 18 Fig. 4) zeigt indessen schon,

daß sowohl der letzte Rest der alten adoralen Zone als auch der der peristomalen Höhle vollkommen rückgebildet sind. Ferner habe ich in Höhe des in Frage kommenden Restes der Peristomhöhle Querschnitte durch verschieden alte Stadien ausgeführt (Taf. 20 Fig. 11—13). Fig. 11 (Taf. 20) zeigt das an dieser Stelle in Rückbildung begriffene Septum und die adorale Zone (ap). Die alte peristomale Einsenkung ist noch erheblich. In Fig. 12 (Taf. 20) ist diese jedoch wesentlich reduziert, desgleichen Septum (s) und adorale Zone (amz), um auf den späteren Stadien (Taf. 20 Fig. 13) ganz zu verschwinden.

Gegen Lund's Ansicht spricht außerdem die Tatsache, daß die neuen Membranellen nicht innerhalb dieser noch vorhandenen Einsenkung oder unmittelbar hinter ihr auftreten, was eigentlich der Fall sein müßte, wenn ein Zusammenhang zwischen der neuen adoralen Zone und diesem Rest des alten Peristoms bestehen soll. Fig. 14 (Taf. 20) ist ein zwischen den beiden neuen adoralen Zonen geführter Querschnitt durch dasselbe Stadium wie Fig. 12 (Taf. 20). Aus ihm erhellt, daß hinter der in diesem Stadium noch nicht gänzlich eingeschmolzenen alten peristomalen Einsenkung (Taf. 20 Fig. 12 ap) zunächst eine schmale mit Cilien besetzte Zone (Taf. 20 Fig. 14) folgt. Erst hinter dieser treten die neuen Membranellen auf.

Nach allem haben wir also das Peristom für den hinteren Teilsprößling als eine Neubildung aufzufassen. Diese Feststellung deckt sich mit den meisten in der Einleitung erwähnten Ergebnissen früherer Autoren an anderen Infusorien.

Ähnliche Verhältnisse in bezug auf frühes Anlegen des neuen Peristoms für den zweiten Sprößling sind ebenfalls von anderen Formen bekannt. So wird es sowohl bei *Paramaecium* nach R. Hertwig (1889) als auch bei *Euplotes* nach Wallengren (1901) schon vor beginnender Einschnürung angelegt.

d) Veränderungen am Plasma und am Macronucleus unter gleichzeitiger Neubildung und Resorption des Cilienkleides.

Während der beschriebenen Rückbildungsprozesse findet durch die Einschmelzung der Peristomhöhle eine Verschiebung des Körperinhaltes und infolgedessen eine Formveränderung statt. Die Tiere nehmen vor beginnender Einschnürung ovale Form an. Außerdem werden sie durch Ausfüllung des im Körper liegenden Hohlraumes mit Protoplasma undurchsichtig, was noch dadurch erhöht wird, daß die zahlreichen großen Vakuolen, die sich im Entoplasma normaler

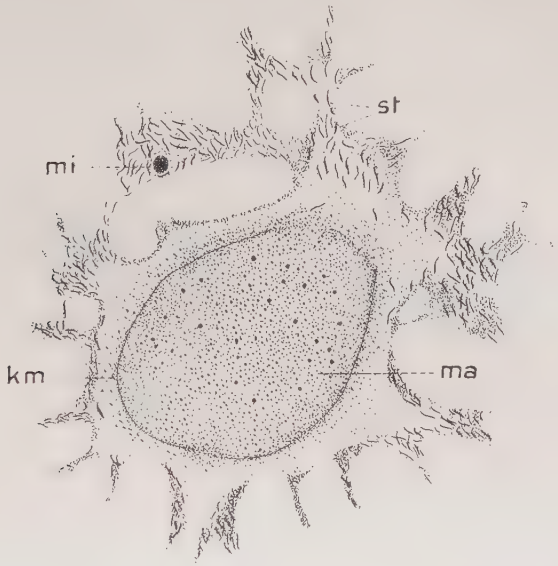
Tiere vorfinden, reduziert werden und teilweise sogar verschwinden (vgl. Textfig. E mit Fig. 9 (Taf. 19) und Fig. 16 (Taf. 21)). Die Objekte erscheinen trübe, milchigweiß. Die Beobachtungsmöglichkeiten am lebenden Tier werden dadurch wesentlich erschwert.

Auch das Ectoplasma erfährt eine gewisse Reorganisation. Die beim normalen Tier deutlich ausgeprägte Alveolarschicht (Textfig. E as) erfährt eine Auflösung der Wabenkanten und erhält dadurch ein mehr homogenes Aussehen (Taf. 19 Fig. 9 as). Andererseits wird die sonst so feste und formbeständige Ectoplasmaschicht dadurch elastisch. Tiere, die sich in irgendeinem Stadium der Teilung befinden, erfahren beim Anschwimmen an einen Gegenstand, beispielsweise einen Algenfaden, eine Eindellung, die aber unmittelbar nachher wieder ausgeglichen wird. Durch diese Elastizität des Ectoplasmas ist überhaupt erst die Möglichkeit einer Durchschnürung gegeben. Erst nach erfolgter Durchschnürung differenziert sich die Alveolarschicht von neuem.

Während der Resorptionsprozesse wird auch der Macronucleus einer Veränderung unterzogen. Diese macht sich schon bemerkbar, bevor die Rückbildungserscheinungen einsetzen. Der im normalen Zustand bandförmige Kern kontrahiert sich und nimmt Stabform an (vgl. Taf. 17 Fig. 1, 2 u. 3 ma). Doch besteht hinsichtlich seiner Form im kontrahierten Zustand keine Einheitlichkeit. Von unregelmäßiger Stabform bis zum Oval treten alle Zwischenformen auf, ja er kann nahezu Kugelgestalt annehmen.

Indessen beziehen sich diese Veränderungen nicht nur auf die äußere Gestalt, sondern auch auf seine innere Struktur. Das Chromatin erscheint beim normalen Tier gleichmäßig feinkörnig. Während der Kontraktion ballt es sich zusammen, und der ganze Kern wird nun von Chromatinkörnchen durchsetzt, die sowohl verschiedene Formen als auch verschiedene Größe aufweisen können (Taf. 19 Fig. 9 u. Textfig. K ma). Die am normalen Tier gut wahrnehmbare Kernmembran wird undeutlicher und erscheint teilweise aufgelöst (Taf. 19 Fig. 9 u. Textfig. K km). Um den Kern befindet sich eine helle, besonders differenzierte Plasmazone, die einzelne nicht so stark gefärbte Chromatinkörner enthält (Taf. 19 Fig. 9 und Textfig. K). Diese Zone scheint der Ausdruck einer intensiven Wechselwirkung zwischen Plasma und Kern zu sein. So kann man an gewissen Stellen, wo die Kernmembran ihre scharfe Begrenzung verliert, einen Übertritt des chromatischen Kerninhaltes in diese helle Zone beobachten (Textfig. K), wie ich auch an den übrigen Stellen der Außenzone allerdings schwächer gefärbtes Chromatin feststellen konnte. Sie

ist ferner in deutliche Fortsätze ausgezogen, die kontinuierlich in das Cytoplasma übergehen (Textfig. K). Ähnliche Erscheinungen (Austritt von Chromatin) sind auch bei anderen Protozoen beobachtet und ein Verschwimmen des Grenzkonturs des Kernes gegen das Zellplasma bei Metazoenkernen unter anderen schon von Korschelt (1889 p. 91) beschrieben worden. Was schließlich die vorhin erwähnte besonders differenzierte Zone betrifft, so konnte sie ebenfalls in den Zellen verschiedener Gewebe in der Umgebung des Kernes bemerkt werden (Korschelt 1889 p. 107). Die Tatsache, daß diese



Textfig. K. Querschnitt durch den Macronucleus mit dem umgebenden Plasma, in diesem zahlreiche stäbchenförmige Gebilde. Stadium wie Fig. 2. Vergr. $^4/_5$ · ca. 680.

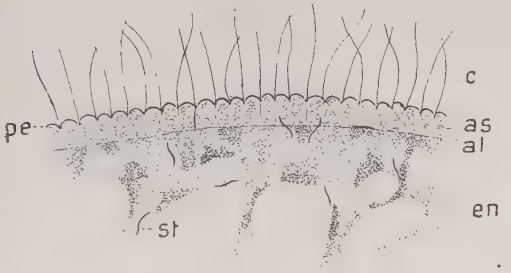
Zone bei *Bursaria* gerade in Teilungsstadien erkennbar ist, also in einer Zeit, während welcher der Kern in besonders enger Beziehung zum Plasma steht, ferner, daß in dieser Phase eine deutliche Auflösung der Kernmembran wahrzunehmen ist, spricht sehr für Korschelt's Ansicht (p. 108), daß sie als Vermittlungszone zwischen Kern und Cytoplasma anzusehen ist.

In diesem Stadium treten im Plasma eine große Zahl stäbchenförmiger Gebilde auf, die zunächst unregelmäßig in demselben verstreut erscheinen (Taf. 19 Fig. 9). Wir haben es hier mit denselben fraglichen Gebilden zu tun, wie sie schon auf S. 384 beschrieben wurden. Sie färben sich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain schwarz. Da

dies aber keine differente Färbung ist und Plasmaeinschlüsse verschiedenster Herkunft intensiv färbt, so kam es darauf an, ihr Verhalten auch anderen Farbstoffen gegenüber festzustellen. Mit Safranin, das besonders gut färbte, erscheinen sie rotviolett bis intensiv rot. Mit Methylgrün färben sie sich schwarz, mit Mallory-schem Gemisch dunkelblau.

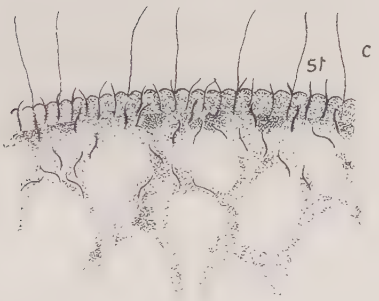
Bei Betrachtung von Schnittpräparaten (Taf. 19 Fig. 9) durch solche Stadien erhält man mitunter den Eindruck, als ob sie aus dem Kern auswanderten. Doch scheint die Mehrzahl der Bilder dafür zu sprechen, daß sie unter dem Einfluß des Kernes im Plasma selbst entstehen. Jedenfalls finden sie sich in ihrer typischen Ausbildung nur im Plasma, und es unterliegt keinem Zweifel, daß sie durch das Plasma nach der Peripherie hinwandern, ähnlich wie es Tönniges (1914) für die Trichocysten von *Frontonia* schildert. Dafür spricht deutlich die Lage der Gebilde in den einzelnen Stadien. Sie treten nämlich zunächst in der Nähe des Kernes auf, wo sie von verschiedener Länge zumeist in großen Mengen nahe an der den Kern umgebenden hellen Zone und teilweise in derselben liegen (Taf. 19 Fig. 9 u. Textfig. K). An der Peripherie finden sie sich anfangs vereinzelt (Textfig. L), um in späteren Stadien in größeren Mengen zu erscheinen (Textfig. M). Nachdem sie die Alveolarlamelle durchbrochen haben (Textfig. M), liegen sie zunächst unregelmäßig im Ectoplasma. Auf einem etwas späteren Stadium haben sich die in der Alveolarschicht befindlichen Stäbchen alle senkrecht zur Oberfläche gestellt und die Pellicula ganz vereinzelt durchbohrt (Textfig. N). Dabei ist bemerkenswert, daß sie zuerst immer in dem die Peristomhöhle ausfüllenden Plasma an der Oberfläche erscheinen, also am ventralen Peristomausschnitt des Muttertieres; mit anderen Worten dort, wo eine neue Oberfläche gebildet wird, während an den übrigen Teilen der Peripherie noch keinerlei Durchbohrungen stattgefunden haben (Taf. 19 Fig. 8). Dasselbe kann man auf sämtlichen bis zum Peristomwinkel (Taf. 17 Fig. 1 pw) geführten Schnitten wahrnehmen. Auf späteren Stadien haben sie auch in den übrigen Teilen die Körperoberfläche durchbrochen. Doch scheint auch dies insofern partiell vor sich zu gehen, als sie häufig zunächst auf der ventralen Seite des Tieres erscheinen und kurze Zeit später erst auf der dorsalen. Sie nehmen nach vorn sich zuspitzend an Länge zu und erreichen bald die doppelte Länge der Ectoplasmaschicht (vgl. Textfig. N, O u. P). Die im Plasma befindlichen Teile reichen bis an die Alveolarlamelle (Textfig. P); sie stecken also gleichsam im Ectoplasma. Die äußeren Teile weisen kein starres Aussehen auf wie die im Plasma ein-

geschlossenen basalen Teile, sondern nehmen typische Cilienformen an (Textfig. Q). Allmählich werden die in der Alveolarschicht befindlichen Teile dünner und, indem sie mehr und mehr zurücktreten,

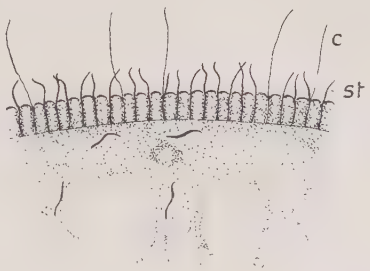


Textfig. L.

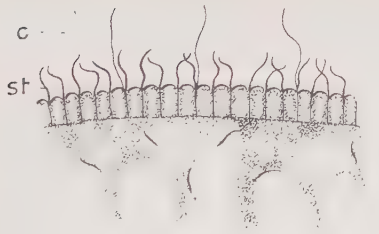
Textfig. M.



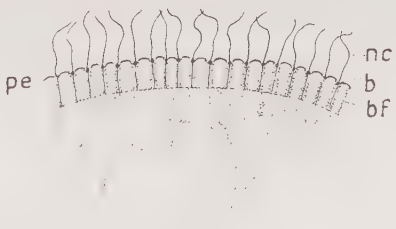
Textfig. N.



Textfig. O.



Textfig. P.



Textfig. Q.

Textfig. L—Q. Randpartien aus Querschnitten aufeinanderfolgender Stadien vor der Durchschnürung. Vergr. $^4/_5$ · ca. 1700.

Textfig. L. Die stäbchenförmigen Gebilde erscheinen vereinzelt an der Peripherie.
Textfig. M. Häufiges Auftreten der Stäbchen in der Alveolarschicht.
Textfig. N. Beginn der Durchbohrung der Pellicula.
Textfig. O. Weiteres Wachstum der Stäbchen.
Textfig. P. Zurücktreten der basalen Teile der Stäbchen.
Textfig. Q. Neue Cilien des Tochtertieres.

undeutlicher (Textfig. Q), während die äußeren noch mehr an Länge zugenommen haben (Textfig. Q). Schließlich beobachtet man an Präparaten von älteren Stadien kurze Cilien mit deutlich wahrnehmbaren Basalkörperchen und Basalfibrillen (Textfig. Q). Sie sind im Gegensatz zu solchen eines normalen Tieres erheblich kürzer (vgl. Textfig. L u. Q) und mit Eisenhämatoxylin viel stärker tingierbar, wodurch hier die einzelnen Teile schärfer hervortreten.

Mit dieser Erscheinung geht eine andere Hand in Hand. Auf den ersten dargestellten Stadien (Textfig. L u. M) sind die langen fast ungefärbten Cilien des Muttertieres zu erkennen, doch nehmen sie auf späteren Stadien (Textfig. N, O u. P) an Zahl immer mehr ab, je länger die äußeren Teile der Stäbchen werden. Vereinzelt können sie noch zwischen den Stäbchen in Stadien, wie sie in Textfig. O u. P dargestellt sind, wahrgenommen werden und sind auf Präparaten von älteren Stadien nicht mehr nachweisbar (Textfig. Q). Es muß ferner hervorgehoben werden, daß die in Rede stehenden stäbchenförmigen Gebilde immer an den die Längsstreifen der Oberfläche bildenden Stellen die Pellicula durchbohren, also dort, wo beim normalen Tier die Cilien stehen (Textfig. O u. P).

Es sei zum Verständnis dieser Erscheinungen besonders darauf hingewiesen, daß die Textfig. L—Q kurz aufeinander folgende Stadien darstellen. Die in Textfig. L u. M wiedergegebenen Teile aus Querschnitten entstammen den frühesten Stadien der Vorbereitung zur Teilung und entsprechen der Totalfig. 2. Das alte Peristom ist zwar schon in Rückbildung begriffen, reicht aber noch erheblich tief ins Körperinnere, ähnlich wie es durch die Schnittfig. 9 gezeigt ist. Textfig. N ist ein etwas späteres Stadium. In diesem Falle ist vom Peristom des Muttertieres nur noch ein geringer Rest vorhanden, der sich wenig tief ins Körperinnere zieht. Das der Zeichnung O entsprechende Stadium weist nur noch die äußere Kommunikation des Septalraumes als Rest der alten Peristomhöhle auf, während Textfig. P einer Phase entspricht, wie sie in Totalfig. 4 wiedergegeben ist. Die letzte der in Frage kommenden Abbildungen entstammt einem Tier, dessen Einschnürung begonnen hat.

Eine in gewisser Hinsicht ähnliche Beobachtung hat Schmidt (1921) an *Bursella* gemacht. Er gibt an (p. 16), daß bei manchen Exemplaren von diesem Infusor deutlich, bei anderen weniger ausgesprochen in dem vakuolenfreien Plasma, das den Kern umgibt, eine Unzahl stäbchenförmiger Gebilde von verschiedener Länge, aber ziemlich gleichbleibender Dicke zu finden sind. Auch konnte er feststellen, daß sie im Innern des Tieres entstehen und durch das

Plasma den Verbrauchsstellen zugeführt werden. Er deutet sie (p. 17) als Trichocysten. Gegen die Trichocystennatur der in Rede stehenden Gebilde bei *Bursaria* habe ich mich schon früher (S. 385) eingehend ausgesprochen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die beschriebenen Erscheinungen mit einer Neubildung und Resorption des Wimperkleides zu identifizieren sind, wie wir sie von anderen Infusorien während der Teilung bereits kennen. Es lag nahe, die fraglichen stäbchenförmigen Gebilde mit der Genese der Cilien in Zusammenhang zu bringen. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß es sich um Chromidien handelt, wie sie als vermutlich nucleären Ursprungs von anderen Protozoen bekannt sind. Die Beziehungen der Chromidien bzw. der Mitochondrien bei den Metazoen zu den Basalkörperchen der Cilien und deren Fibrillen sind einstweilen nicht genügend geklärt.

Die Tatsache, daß auch am normalen Tier die stäbchenförmigen Gebilde in größerer oder geringerer Zahl auftreten, läßt darauf schließen, daß die Infusorien auch während des vegetativen Lebens fehlende Cilien zu ersetzen vermögen, wie dies ja außer bei der Teilung auch nach der Encystierung und Conjugation erfolgen muß. Bei der spontanen Rück- und Neubildung des Peristoms, wie es von *Stentor*, *Holosticha* und *Bursaria* bekannt ist, worauf ich eingangs (S. 361) verwiesen habe, erfolgt aller Wahrscheinlichkeit nach auch eine Resorption und Neubildung des Cilienkleides.

Trotz zahlreicher Untersuchungen über die Genese der Flimmerzellen kann auch heute noch nicht die Frage nach der Herkunft der Basalkörper und deren Fibrillen als gelöst betrachtet werden. Nach der bekannten Theorie von Lenhossék-Henneguy stammen sie von Centriolen ab, während andere Autoren der Meinung sind, daß sie durch Differenzierungen des Protoplasmas entstehen und wieder andere für ihre direkte Herkunft aus dem Kern eintreten. Während nach Aufstellung der erwähnten Theorie die Autoren, welche sich mit der Genese der Flimmerzellen beschäftigen, viel das Für und Wider erörterten, woraus hervorgeht, daß sie nicht einwandfrei aufrecht zu erhalten ist (Maier 1903; Erhard 1910), treten neuere Beobachter wieder für dieselbe ein. So leiten H. E. Jordan und Helvestine (1923) die Basalkörner von Centriolen her. Auch wird sie durch die Untersuchungen von Rényi (1924) an Zellen aus der Trachea eines menschlichen Fötus gestützt, der ebenfalls die Entstehung der Basalkörperchen aus Centriolen wahrscheinlich macht.

Als Differenzierungsprodukte des Plasmas faßt unter anderen

Heidenhain (1898 p. 105/106) die Basalkörperchen auf. Auch gehört hierher die Ansicht, daß sie aus Mitochondrien entstehen sollen (Saguchi 1917). In allen Zellarten jugendlicher Embryonalzellen konnten diese festgestellt werden, wo sie die Grundlagen für zahlreiche (Benda) oder gar alle (Meves) cytoplasmatischen Differenzierungen des erwachsenen Zustandes abgeben sollen (Tschermak 1924 p. 348). Nehmen wir mit Goldschmidt (1909) an, daß die Mitochondrien von den aus dem Kern stammenden Chromidien abzuleiten sind, so würde letzten Endes der Kern die Quelle der Entstehung zahlreicher Differenzierungen im Zellplasma sein.

Für die chromatische Herkunft der Basalkörper tritt unter anderen Erhard (1910) ein, in seiner Arbeit: „Studien über Flimmerzellen", wo er die Befunde folgendermaßen zusammenfaßt: „Chromidialapparat, Basalkörper und Faserwurzeln sind also ihrer Natur nach gleiche Gebilde oder mit anderen Worten: letztere beide entstehen aus Chromatin" (p. 375). Ebenso konnte Tönniges (1919 p. 34 u. 41) die chromatische Herkunft der Basalkörper und deren Fibrillen bei *Opalina ranarum* nachweisen. Schließlich läßt die Entstehung der stäbchenförmigen Gebilde unter dem Einfluß des Kernes, aus denen bei *Bursaria tr.* wahrscheinlich die Basalkörperchen hervorgehen, ebenfalls den Kern als Quelle der Entstehung derselben gelten.

Es ist gezeigt worden, daß sich die Neubildung des Wimperkleides bei *Bursaria tr.* im wesentlichen schon vor beginnender Einschnürung und zum Teil während des Durchschnürungsvorganges vollzieht. Da bei der Teilung der Infusorien durch die Einschnürung keine neue Oberfläche an der Teilungsstelle erzeugt, sondern die alte nur in eine andere Form umgeprägt wird, so ist es auch erklärlich, daß das ganze Gebiet der Einschnürung bewimpert ist. Das Cilienkleid verhält sich an dieser Stelle genau so, wie an den übrigen Teilen der Körperoberfläche. Die Neubildungs- und Resorptionsprozesse am Wimperkleid greifen indessen so ineinander, daß eine wesentliche Beeinflussung der Schwimmfähigkeit nicht eintritt. Die Cilien des Muttertieres bleiben als funktionierende Organellen so lange bestehen, bis die neuen eine gewisse Größe erlangt haben. Erst dann verschwinden die ersteren in dem Maße, wie das Wachstum der neuen vor sich geht, so daß niemals eine vollkommene Lücke in der Cilienbesetzung entsteht. Ganz spurlos scheinen aber diese Vorgänge an den Tieren nicht vorüberzugehen. Ich beobachtete, daß sie während ihrer ganzen Teilung ruhig auf dem Boden des Gefäßes lagen, im Gegensatz zu normalen Tieren,

die umherschwammen. Dieses Verhalten scheint mit einer Verminderung der Fortbewegungsfähigkeit zusammenzuhängen. Indessen wird dieselbe, wie schon bemerkt, nicht vollkommen aufgehoben; denn auf den Objektträger gebrachte, sich teilende Tiere schwimmen dauernd lebhaft umher und erschweren dadurch erheblich die Beobachtung.

Die gesamten Resorptionsprozesse bis zum Beginn der Einschnürung nehmen etwa $1^1/_2$—2 Stunden in Anspruch. Doch beeinflussen äußere Bedingungen (Temperatur und Wasserverhältnisse) diese Vorgänge.

5. Der Durchschnürungsvorgang.

a) Veränderungen an den Peristomanlagen.

Nachdem die endgültige Rückbildung des mütterlichen Peristoms erfolgt ist und für beide Teilsprößlinge die neuen Anlagen für ihre Mundapparate vorhanden sind, erfolgt eine Längsstreckung des Tieres. An derselben beteiligt sich auch der Macronucleus, indem er eine langgestreckte Form annimmt (Taf. 18 Fig. 4).

Zwischen den beiden Anlagen liegt eine von Membranellen freie Zone, in der jetzt von allen Seiten gleichmäßig die Durchschnürung erfolgt. Die Teilungsebene zerlegt den Körper in einen hinteren, annähernd kugeligen Teil, der zunächst in breiter Fläche mit dem ersten zusammenhängt, und einen vorderen, der mehr Eiform aufweist (Taf. 18 Fig. 5).

Während des Durchschnürungsvorganges erfährt das Peristom im vorderen Teilsprößling keine wesentlichen Veränderungen. Diejenigen in der Anlage des Peristoms für den zweiten Sprößling bestehen lediglich in einer geringen Einsenkung, so daß also eine der vorderen Peristomanlage entsprechende, oberflächlich liegende Rinne entsteht. Sie ist in ihrem vorderen Teil etwas tiefer eingesenkt und flacht sich nach der Mitte zu ab (vgl. Taf. 20 Fig. 15 und Taf. 21 Fig. 16). Sie durchzieht den ganzen Teilsprößling bis nahezu an sein hinteres Ende (Taf. 18 Fig. 5). Im hinteren Teil liegt die neue adorale Zone ganz oberflächlich. Wie aus Querschnitten durch ein solches Stadium (Taf. 21 Fig. 16) zu ersehen ist, sind die Ränder dieser Rinne nicht gleichmäßig hoch, mit Ausnahme des vorderen Teiles (Taf. 20 Fig. 15). Je mehr sie sich abflacht, um so mehr geht der linke Rand allmählich in die Körperwand über, während ihr rechter Rand erhöht bleibt. Dieser ist wie die übrige Körperoberfläche mit Cilien besetzt, während auf der flachen

linken Seite und auf dem Grunde der Rinne die jungen Membranellen stehen.

Weitere Veränderungen an der Peristomanlage während des Durchschnürungsvorganges bestehen darin, daß zwischen den Membranellen und dem rechten Rande der oberflächlich angelegten Rinne durch die Einsenkung eine cilienfreie Zone entsteht (Taf. 21 Fig. 16 u. 18). So weit ist die Bildung des Peristoms gediehen, wenn das Tier unmittelbar vor der endgültigen Durchschnürung steht. Dieser Zustand hält auch kurze Zeit nach der Durchschnürung an.

Das Verhalten beider Teilsprößlinge ist gleich, so daß es sich erübrigt, beide näher zu beschreiben. Aus demselben Grunde konnte ich darauf verzichten, Querschnitte durch beide Sprößlinge abzubilden.

b) Verhalten des Macronucleus während der Durchschnürung.

Wenn die Rückbildung des alten Peristoms vollkommen beendet ist, liegt derMacronucleus in Form eines Stabes (Taf. 17 Fig. 3 ma) ungefähr in der Mitte des Tieres. Während des Durchschnürungsvorganges erfährt er eine Längsstreckung (Taf. 18 Fig. 4 u. 5). Er durchzieht beide Teilsprößlinge (Taf. 18 Fig. 5). Bevor die Durchschnürung erfolgt ist, beginnt er schon seine typische Form wieder anzunehmen und zwar zunächst an den der Teilungsstelle abgekehrten Enden (Taf. 18 Fig. 5). Von einer ausgesprochenen Biskuit- oder Hantelform, wie sie bei der Teilung anderer Infusorien beschrieben wird, kann nicht die Rede sein. Er weist auch auf späten Teilungsstadien in allen seinen Teilen nahezu gleiche Breitenausdehnungen auf (Taf. 18 Fig. 5 ma). Desgleichen erfolgt seine Teilung nicht vor derjenigen des Tieres, sondern gleichzeitig mit der endgültigen Durchschnürung des Körpers wird auch der Kern geteilt. So findet man an der Durchschnürungsstelle später Teilungsstadien den Kern von einer verhältnismäßig dünnen Plasmaschicht umgeben (Taf. 21 Fig. 17).

Hinsichtlich der Struktur des Großkerns während des Durchschnürungsaktes ist im Gegensatz zu frühen Stadien (Taf. 19 Fig. 9) erwähnenswert, daß er stets der ungleichen großen Chromatinballen entbehrt und wieder gleichmäßig feinkörnig erscheint (Taf. 21 Fig. 16). Eine Anordnung des Chromatins in Längsstreifen, wie sie für andere Infusorien beschrieben wird (Gruber 1884, Bütschli 1887/89, Günther 1899 u. a.), konnte ich bei *Bursaria* nicht feststellen. Nur einmal habe ich auf einem sehr frühen Stadium der Vorbereitung zur Teilung eine Anordnung der Körnchen der chromatischen Substanz

in Längsreihen wahrgenommen, die so den Eindruck einer undeutlichen Längsstreifung hervorriefen.

Bei den vielen Teilungsstadien, die ich untersuchte, konnte ich in keinem Falle einen sich teilenden Kleinkern entdecken. Bekanntlich teilt sich ja bei der Teilung der Ciliaten im allgemeinen der Micronucleus zuerst, und zwar oft schon dann, wenn im übrigen noch keinerlei sichtbare Zeichen der Teilung zu bemerken sind. Erst wenn seine Teilung annähernd oder ganz vollendet ist, setzen die übrigen Begleiterscheinungen der Teilung ein (Doflein 1916). Es scheinen also auch bei *Bursaria* die Mitosen der Micronuclei die Teilung des Tieres einzuleiten. Die spätere Verteilung derselben auf die beiden Sprößlinge ist zwar annähernd, aber keineswegs immer gleich.

c) Dauer des Durchschnürungsaktes.

Der eigentliche Teilungsakt vom Beginn der Einschnürung bis zur endgültigen Durchschnürung nimmt 20—25 Minuten in Anspruch. Während die Tiere bei der Teilung im allgemeinen ruhig auf dem Grunde der Schalen liegen, erfolgt stets eine Bewegung unmittelbar vor der endgültigen Durchschnürung, die daher den Charakter einer Durchreißung annimmt. Das Verhalten der Tiere gegenüber der Einschnürung ist also mehr passiv, während die eigentliche Durchschnürung aktiv von den Sprößlingen vorgenommen wird. Dabei ist besonders am hinteren Sprößling nach erfolgter Durchschnürung für eine kurze Zeit eine rotierende Bewegung zu beobachten, ähnlich, wie sie bei einer künstlichen Teilung, nur in viel stärkerem Maße, zum Ausdruck kommt.

Wenn auch im allgemeinen die Teilungsfurche von allen Seiten gleichmäßig vordringt, so kommen mitunter doch auch abnorme Teilungen vor, derart, daß die letzte Verbindungsstelle der beiden Teilsprößlinge nicht zentral, sondern seitlich gelegen ist.

6. Die Ausbildung des Peristoms nach der Durchschnürung.

Nachdem sich die Teilsprößlinge getrennt haben, tritt erneut ein Ruhestadium ein. Die Tochtertiere heften sich an ein Pflanzenteilchen fest oder liegen ruhig auf dem Grunde der Schalen. Die Anlagen für die neuen Peristome machen nun erhebliche Veränderungen durch, indem sie zum fertigen, nahrungsaufnahmefähigen Peristom ausgebildet werden.

a) Einsenkung der Peristomhöhle.

Wir hatten die Peristombildung bis zum Stadium der endgültigen Durchschnürung verfolgt. Das neue Peristom bestand in einer geraden von vorn bis nahezu ans hintere Körperende des Sprößlings reichenden Anlage von der Form einer freiliegenden, wenig vertieften Rinne, deren erhöhter rechter Rand mit Cilien besetzt war und auf deren flachem linkem Rande und Grunde die jungen Membranellen standen.

Da während des Durchschnürungsvorganges die Peristomanlagen der beiden Tochterindividuen auf gleichen Entwicklungsstadien angelangt sind, genügt es, im folgenden die Ausbildung der Anlage zum vollständigen Peristom nur an einem der beiden Individuen genauer zu beschreiben. Geringe, mehr äußere Unterschiede, die bei der Entwicklung auftreten, werden besonders hervorgehoben werden. Ebenso kann ich es mir ersparen, bei den entsprechenden Totalfiguren der fortlaufenden Entwicklungsreihe beide Tochtertiere darzustellen.

Die Ausbildung des Peristoms, d. h. die Differenzierung der einzelnen Teile desselben erfolgt in gleicher Weise wie die Rückbildung vor der Teilung, nur in umgekehrter Reihenfolge. Zunächst erfolgt die Einsenkung der Peristomhöhle am cilienfreien Teil des oberflächlich angelegten Peristoms (Taf. 19 Fig. 6 u. Taf. 21 Fig. 18). Die adorale Zone schiebt sich gleichsam unter den rechten mit Cilien besetzten Rand, indem sie gleichzeitig an Breitenausdehnung zunimmt (Taf. 21 Fig. 19). Sie liegt aber noch in ihrer ganzen Länge frei; ihr hinterer Teil ist also noch nicht von dem umgebenden Medium abgeschlossen. Fig. 19 (Taf. 21) stellt einen Querschnitt durch die Mitte eines solchen Stadiums, wie es die Totalfigur 6 wiedergibt, dar. Sie zeigt ferner, daß die Einsenkung in die rechte Körperhälfte erfolgt. Dadurch entsteht eine den Hohlraum deckelartig überragende Platte, die Stein (1867) als Stirnfeld und Schuberg (1886) als Peristomplatte bezeichnet (Taf. 21 Fig. 19 u. Taf. 22 Fig. 21 pp). Auf der linken Seite kommt es niemals zur Bildung einer derartigen Platte, unter der die Membranellenzone liegt. Die adorale Zone liegt beim ausgebildeten Tier, soweit der ventrale Ausschnitt reicht, vollständig frei und offen am linken Rande des Peristoms (Taf. 17 Fig. 1). Diese Feststellung hat schon Schuberg (1886) gegenüber früheren Autoren gemacht. Um so mehr ist es zu verwundern, daß Lund (1917/18) in seinen Figuren (Taf. I) auch den linken Rand des ventralen Ausschnittes als eine die Membranellenzone deckelartig überragende Platte darstellt.

Da die Einsenkung der Peristomhöhle im cilienfreien Teil der ursprünglichen Anlage (Taf. 21 Fig. 18) erfolgt, ist es erklärlich, daß sich auf den Wänden der Peristomhöhle keine Cilien vorfinden. Um so bemerkenswerter ist, daß das Septum (Taf. 17 Fig. 1 s) innerhalb der Peristomhöhle mit Cilien besetzt ist. Doch wird uns auch diese Tatsache klar, wenn wir uns seine Entstehung vergegenwärtigen.

b) Entstehung des Septums.

Gleichzeitig mit der Einsenkung der Peristomhöhle entsteht durch einen zweiten Wachstumsprozeß von einer rechts neben dem rechten Rande gelegenen Zone aus (Taf. 22 Fig. 22 x) eine protoplasmatische Brücke, die sich über den rechten Rand hinweg zum linken Rande der ursprünglichen Anlage legt und mit diesem verschmilzt. Dadurch wird der mit Cilien besetzte rechte Rand der Peristomanlage nach innen verlagert und vom Protoplasma eingeschlossen. Ein Vergleich der Fig. 21—24 (Taf. 22) veranschaulicht diesen Wachstumsprozeß recht deutlich. Er vollzieht sich nur im hinteren Teil des protoplasmatischen Körpers. Dadurch entsteht einerseits im vorderen Teil der ventrale Ausschnitt, andererseits im hinteren Teil ein Hohlraum, der Septalraum (Textfig. D u. Fig. 24 sr), der sowohl in seinem hinteren Ende als auch längs seiner linken Seite mit der Peristomhöhle zusammenhängt. Von der Peristomhöhle ist dieser durch den Umwachsungsprozeß gebildete Hohlraum durch den rechten mit Cilien besetzten Rand des ursprünglichen Peristoms getrennt, den wir jetzt als Septum bezeichnen (Taf. 22 Fig. 24 u. Textfig. Ds). Es ist demnach nichts anderes, als der hintere Teil des rechten Randes der ursprünglichen freien Peristomanlage, der durch diesen besonderen Wachstumsprozeß ins Innere des Körpers eingeschlossen wurde. Danach ist es auch verständlich, daß das Septum im Gegensatz zu den Wänden der Peristomhöhle mit Cilien besetzt ist. Ein Vergleich meiner Beobachtungen über die Ausbildung des Peristoms, im besonderen über die Entstehung des Septums mit Schuberg's Ausführungen (1886 p. 342) zeigt, daß dieser Autor die Entstehung des kompliziert gebauten Mundapparates von *Bursaria* im Prinzip richtig vermutet hat.

Die eben beschriebenen Wachstumsprozesse komplizieren sich insofern, als bei der Einsenkung der Peristomhöhle und der Verbreiterung der Membranellenzone letztere durch einen besonderen Wachstumsvorgang eine Krümmung erfährt, durch welche sie die Form einer halben korkenzieherartigen Windung annimmt. Dieses

Verhalten der adoralen Zone ist eine Folge der weiteren Ausbildung der Peristomhöhle. Ihre Einsenkung erfolgt nicht nur in die rechte Körperhälfte nach der dorsalen Seite hin, sondern sie wächst gleichzeitig weiter nach hinten aus mit einer Krümmung nach der linken und schließlich dorsalen Seite hin (Taf. 19 Fig. 7). Da sich die peristomale Zone auf der linken Seite der ursprünglichen Anlage, bzw. auf der linken Seite der Peristomhöhle befindet, muß sie sich notwendigerweise auch an diesem komplizierten Wachstumsprozeß beteiligen. Mit der Krümmung der Peristomhöhle nach der linken und der dorsalen Seite hin kommt sie auf deren obere Seite zu liegen (Taf. 17 Fig. 1). An diesem komplizierten Wachstumsvorgang nimmt naturgemäß auch das Septum teil, das sich ja bis nahezu an die Mündung des Peristoms erstreckt.

c) Bildung des Peristombandes und der Mundspalte.

Die Herausdifferenzierung des Peristombandes beginnt kurz nach der Durchschnürung, so daß man es schon auf verhältnismäßig frühen Stadien nach der Durchschnürung (Taf. 22 Fig. 22, 23 pb) erkennen kann, wenn auch noch nicht in seiner Vollendung. Mit dem Peristomband gleichzeitig werden die Basallamellen gebildet, die ja auf der linken Seite des Peristoms an demselben inserieren. Erst nach vollständiger Ausbildung der Peristomhöhle erfolgt die Bildung der Mundspalte durch Einsenkung und die Differenzierung des Stomatoplasmas. Ebenso entsteht durch Auswachsung des Peristoms nach der linken und dorsalen Seite hin eine Einsenkung, womit die Entstehung des Überganges von der Peristomhöhle ins Entoplasma, also die Mündung derselben (Taf. 17 Fig. 1 md), erklärt ist. Die Ausbildung des Peristoms wird also mit dem Teil beendet, an dem vor der Teilung seine Rückbildung begonnen hat.

d) Dauer der Teilung.

Etwa $1^1/_2$—2 Stunden nach der Durchschnürung beginnen die Tochterindividuen mit Hilfe des neuen Peristoms Nahrung aufzunehmen. Damit ist die Ausbildung des Peristoms als vollendet zu betrachten. Sie nimmt also nach erfolgter Durchschnürung ungefähr dieselbe Zeit in Anspruch, wie die Rückbildung vor der Einschnürung. Der ganze Teilungsvorgang vom Auftreten der ersten sichtbaren Vorbereitungen bis zur Fähigkeit der Nahrungsaufnahme seitens der Tochtertiere nimmt etwa 4—5 Stunden in Anspruch. Genaue Zahlen lassen sich dafür nicht angeben, weil äußere Bedingungen dabei eine wesentliche Rolle spielen. Im besonderen werden durch

Wechsel der Temperatur- und Wasserverhältnisse Schwankungen hervorgerufen. Ebenso scheint die Ausbildung der rückgebildeten Teile, wie überhaupt die ganze Teilung schneller von statten zu gehen bei sog. Teilungsepidemien, wie sie stets vor Beginn der Conjugation auftreten.

Wenn wir annehmen, daß die Teilung der Kleinkerne schon vor Eintritt der sichtbaren Veränderungen am Peristom vor sich geht, wie es bei vielen anderen Ciliaten der Fall ist, so wäre die Teilungsdauer natürlich länger als die angegebene Zeit anzusehen. Im Verhalten der beiden Tochtertiere nach der Teilung ist insofern ein Unterschied zu beobachten, als der vordere Sprößling im allgemeinen den Ruheplatz etwas früher verläßt als der hintere.

Die ganze Teilung ist von starken Plasmaströmungen begleitet, wie sie ähnlich nach einer Durchschneidung der Tiere auftreten. Wahrscheinlich stehen sie zur Resorption und Neubildung der Organellen in enger Beziehung, wie man ja solche starken Plasmaströmungen auch bei verletzten Pflanzenzellen (beispielsweise bei *Vallisneria*) zum Zwecke der Wundheilung beobachten kann.

Vor der Teilung aufgenommene Nahrung wird je nach der Lage im Muttertier auf die Sprößlinge verteilt. Dabei können verbrauchte Nahrungsstoffe auch während der Teilung ausgestoßen werden.

Der Macronucleus nimmt bald nach der Teilung in den Tochtertieren seine normale Form an (Taf. 19 Fig. 7). Auch in bezug auf seine innere Struktur hat er Veränderungen durchgemacht, insofern sie jetzt wieder mit der eines normalen Tieres übereinstimmt. Die alten Cilien sind schon vor der Einschnürung und zum Teil während derselben resorbiert worden, nachdem aber die neuen bereits funktionsfähig waren. Die Cilien der Tochterindividuen sind im Verhältnis zu denen des Muttertieres erheblich kürzer. Die ectoplasmatische Alveolarschicht erscheint jetzt wieder deutlicher differenziert als bei Objekten, die sich auf Stadien der Durchschnürung befinden.

Das auf Fig. 7 (Taf. 19) folgende Stadium würde ein normales Tier mit ausgebildetem Peristom ergeben. Indem ich auf Fig. 1 (Taf. 17) verweise, kann ich mir eine Wiedergabe desselben ersparen.

Setzen wir nun die gewonnenen Ergebnisse über die Peristombildung bei der Teilung von *Bursaria truncatella* in Beziehung zu den eingangs (S. 363) erwähnten Möglichkeiten. Die Untersuchungen ergaben, daß im hinteren Teilprößling das Peristom unabhängig vom alten neu angelegt wird, ein Verhalten, wie es für *Stentor* und *Euplotes* angegeben wurde, und wie es noch für viele andere Ciliaten gilt. Vom Peristom des Muttertieres wird nur ein geringer Rest

lediglich der Peristomhöhle vom vorderen Sprößling übernommen. Alle übrigen Teile erfahren eine vollkommene Rückbildung und werden durch neue ersetzt. Darum gehen wir nicht fehl, wenn wir annehmen, daß auch für den vorderen Sprößling ein neues Peristom gebildet wird, das nur insofern im Zusammenhang mit dem des Muttertieres steht, als es eben den Rest der Peristomhöhle als Anlage übernimmt und die neue adorale Zone im Zusammenhang mit der alten in demselben Maße ausbildet, wie diese verschwindet. Ähnlich ist die Peristombildung im vorderen Tochterindividuum bei den meisten hypotrichen Infusorien aufzufassen, da nach Wallengren (1901) das alte Peristom eine vollkommene Reorganisation und substanzielle Erneuerung erfährt.

7. Erörterungen und Schlußfolgerungen.

Die mitgeteilten Untersuchungen lassen noch einige Schlüsse allgemeiner Natur zu. In seiner Arbeit „Über den Bau der *Bursaria truncatella*“ hat Schuberg (1886) im Gegensatz zu anderen Autoren (Bütschli, Gruber, Weismann, Maupas), die den Protozoen eine Entwicklung, wenigstens im gewöhnlichen Sinne des Wortes, nicht zuerkennen wollen, die Ansicht vertreten, daß man bei höher organisierten Formen, die während der Teilung, nach der Encystierung oder nach der Conjugation kompliziert gebaute Organellen bilden müssen, vielleicht doch von einer Ontogenie reden kann.

Um zu dieser Frage Stellung nehmen zu können, müssen wir uns zunächst darüber klar sein, in welchem Sinne der Begriff Entwicklung auf die Infusorien Anwendung finden kann. Unter Entwicklung verstehen wir nach Korschelt und Heider (1902 p. 1) „den Ablauf jener Formveränderungen, durch welche organische Gestaltung erzeugt wird“. In diesem Sinne können wir natürlich auch bei *Bursaria* von Entwicklung reden; denn die Jugendstadien des Infusors weisen derart starke Abweichungen gegenüber dem Muttertiere auf, daß der nicht Eingeweihte sie kaum als *Bursarien* ansprechen würde. Erst durch komplizierte Wachstumsprozesse, die auch Formveränderungen zur Folge haben, werden diese Verschiedenheiten ausgeglichen. Diese Formveränderungen vollziehen sich hauptsächlich an dem Peristom, so daß man im besonderen von einer Entwicklung des Mundapparates reden kann. In dem erwähnten Sinne will auch Doflein den Begriff Entwicklung auf höher oder komplizierter organisierte Protozoen angewandt wissen (1916 p. 232). Wie weit indessen die Entwicklungsvorgänge phylogenetische Rückschlüsse zulassen, ist eine andere Frage. Schuberg

macht den Versuch, solche Beziehungen herzustellen. Wir haben gesehen, daß die Bildung des Peristoms von einem Stadium ausgeht, bei dem es noch nicht in die hintere Körperhälfte des Tieres hineinragt wie beim normalen Tier, sondern in Form einer Rinne frei an der Oberfläche liegt. Ein dieser Anlage entsprechendes, rinnenartiges Peristom finden wir aber bei anderen Infusorien dauernd. So besitzt *Frontonia leucas* ein Peristom, bei dem von der Mundöffnung nur nach dem Hinterende eine Rinne ausläuft. Sie liegt in der Mittellinie der Bauchseite und setzt sich weit nach hinten über den ganzen Körper fort. Die Cilien stehen auf der rechten Seite des Mundes in drei Reihen angeordnet und finden sich in gleicher Weise in der Rinne längs verlaufend wieder (Tönniges 1914 p. 307). Schließlich weisen auch die Peristome von *Spirostomum* und *Climacostomum* einen dem jungen Peristom von *Bursaria* ähnlichen Bau auf.

Andererseits gibt es Infusorien mit sehr kompliziert gebautem Mundapparat, der aber auf gewissen Stadien der Bildung einen Vergleich mit dem von *Bursaria* zuläßt. Ich denke an die *Stentoren*. So legt sich am hinteren Teilsprößling bei *Stentor coeruleus* ein gerades, von vorn nach hinten verlaufendes Peristom an, das erst sekundär eine Einrollung erfährt und dadurch die für das ausgebildete Tier eigentümliche Gestalt erlangt. Diesen Vergleich mit *Stentor* hat schon Schuberg (1886 p. 338) angestellt, und ich kann mich nur seiner Ansicht anschließen. Sehen wir das rinnenartige Peristom von *Frontonia* und anderen Formen als ursprünglichen Typus an, so wäre durch die Untersuchungen über die Peristombildung bei *Bursaria* gezeigt, daß sowohl unser Infusor als auch *Stentor* (nach Schuberg) auf diesen ursprünglicheren Typus zurückzuführen sind.

Was die Resorption und Neubildung des Cilienkleides bei der Teilung *heterotricher* und *holotricher* Infusorien anlangt, so ist bisher darüber sehr wenig bekannt. Wesentlich mehr wissen wir über diese Vorgänge bei *hypotrichen* Infusorien. So hat Wallengren (1901) in der schon vorhin erwähnten Abhandlung erneut nachgewiesen, „daß bei der Querteilung der *hypotrichen* Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprößlinge, sowohl die kleinen, starren Rücken- und Randborsten als auch die großen Stirn- und Aftercirren, erneuert werden“ und daß im Zusammenhang damit auch „große Teile der alten Pellicula oder vielleicht sogar die des ganzen Körpers erneuert wird“ (p. 54). Die *hypotrichen* Infusorien mit ihren großen Cirren sind für derartige Untersuchungen auch bei weitem besser geeignet als *holotriche* oder *heterotriche*. So ist es auch verständlich, daß schon frühere Autoren den Vorgang der

Resorption und Neubildung des Wimperkleides bei der Teilung der hypotrichen Infusorien beschreiben (Stein 1859, Balbiani 1865, Engelmann 1862, Sterki 1878). Wallengren's Ergebnisse wurden kürzlich von Dembowska (1925) auch bei der künstlichen Teilung hypotricher Ciliaten festgestellt. Auf Grund der eben für die Hypotrichen beschriebenen Verhältnisse bezüglich der Reorganisation ihrer Bewimperung wurde von früheren Autoren (Sterki, Entz) mehrfach die Ansicht geäußert, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung nicht als einfache Querteilung anzusehen ist, sondern daß vielmehr im Rahmen des alten Individuums gewissermaßen zwei neue angelegt werden. Bütschli (1887/89 p. 1569) läßt die Erneuerung der Wimpergebilde als Grund für diese Annahme nicht gelten, weil den Ciliaten überhaupt die Fähigkeit zukommt, diese Organe gelegentlich zu ersetzen. So treten derartige Resorptions- und Neubildungsprozesse auch nach der Conjugation und Encystierung auf. Nun ist aber durch neuere Untersuchungen über die Regeneration an sich teilenden Infusorien nachgewiesen worden, daß die beiden Tochterindividuen schon zwei autonome Einheiten bilden, bevor überhaupt die Einschnürung bemerkbar wird (Dembowska 1925 p. 204). Berücksichtigen wir diese Ergebnisse, so werden wir die vorhin angeführte Ansicht früherer Autoren aufrecht erhalten können. Auch die Befunde meiner Untersuchungen, daß nicht nur im hinteren Sprößling, sondern auch im vorderen Tochtertiere ein neues Peristom gebildet wird, wenn auch im Zusammenhang mit dem alten, sprechen für diese Ansicht.

8. Peristomneubildung bei künstlicher Teilung.

Bei den folgenden Regenerationsversuchen an *Bursaria truncatella* kam es mir in der Hauptsache darauf an, Neuanlage und Entwicklung des Peristoms bei künstlicher Teilung zu verfolgen. Aber auch andere, die reparative Regeneration bei Infusorien betreffende Fragen wurden so weit als möglich berücksichtigt. *Bursaria* ist im Gegensatz zu anderen Infusorien (*Stentor*, *Stylonychia*) erst in neuerer Zeit als Versuchsobjekt zur Feststellung des Regenerationsverlaufes benutzt worden. Lund (1917/18) hat in seiner Arbeit: „Reversibility of morphogenetic processes in *Bursaria*" neben den Untersuchungen über die Vorgänge bei der Teilung und Encystierung auch Quer- und Längsdurchschneidungen vorgenommen. Bemerkenswert sind besonders die dadurch in einigen Fällen entstandenen Heteromorphosen (p. 8 u. Taf. IV—VI). Ferner stellte Sokoloff (1923 u. 1924) neben anderen Infusorien auch an *Bursaria* Unter-

suchungen über die Grenzen der Regenerationsfähigkeit, die Beeinflussung dieser Grenzen durch Salze und Alkalien und die Wirkung des Hungers auf die Regeneration an.

a) Methode.

Die Operationen wurden unter dem Präpariermikroskop vorgenommen. Als Operationsinstrumente dienten ein kleines Skalpell und eine feine Starnadel. Während es mit dem letzteren gelang, verhältnismäßig kleine Teile, wie sie für die Untersuchungen notwendig waren, aus dem Versuchsobjekt heraus- bzw. abzuschneiden, wurde das Skalpell ausschließlich zu Quer- und Längsdurchschneidungen benutzt. Querschnitte lassen sich verhältnismäßig leicht ausführen. Zu diesem Zwecke wurden die Tiere in flache Uhrschalen gebracht. Dagegen sind diese zum Heraus- und Abschneiden kleiner Teile sowie für Längsdurchschneidungen weniger geeignet, da sie den Tieren eine zu große Bewegungsfreiheit gestatten. Derartige Operationen wurden auf hohlgeschliffenen Objektträgern vorgenommen. Mittels einer Pipette brachte ich die Tiere in einen möglichst kleinen Wassertropfen auf den Objektträger. Dadurch wurden sie in ihrer Bewegungsfreiheit so eingeschränkt, daß die erforderlichen Schnitte, ohne die Tiere vorher zu narkotisieren, ausgeführt werden konnten. Wie schon erwähnt, sind Längsdurchschneidungen erheblich schwieriger auszuführen als Querschnitte. Infolge der großen Wundfläche zerfließen die Tiere sehr leicht. Um dies zu verhüten, muß der Schnitt möglichst rasch ausgeführt werden.

Die Teilstücke wurden auf Objektträger verteilt und in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Die Regenerationsvorgänge wurden dann bis zur vollkommenen Ausbildung des Peristoms oder bis zur nächsten natürlichen Teilung bzw. bis zum Tode der Regenerate verfolgt.

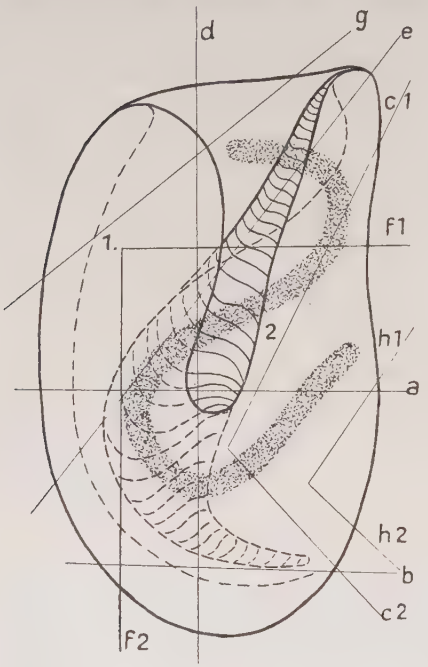
Zur Herstellung von Totalpräparaten wurden die Teilstücke in bestimmten Zeitabständen mit starker Flemming'scher Lösung fixiert und mit Pikrokarmin oder Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt.

b) Beschreibung der Versuche.

1. Querschnitt durch die Mitte des Körpers (Textfig. R a).

Bei der Querdurchschneidung kam es mir zunächst darauf an, zwei möglichst gleich große Teilstücke zu bekommen. Der Schnitt wurde in Höhe des Peristomwinkels geführt. Dadurch erhielt jeder Teil ungefähr die Hälfte des alten Peristoms sowie Teile des Macronucleus.

Unmittelbar nachdem der Schnitt ausgeführt war, erfolgte eine Kontraktion an der Wundfläche, so daß nur wenig oder kein Entoplasma aus der Wunde herausfloß. Ungefähr 20 Minuten bis $^1/_2$ Stunde lang befanden sich die Teile in lebhafter rotierender Bewegung. Dieselbe Erscheinung wurde auch mitunter bei normalen Teilungen und zwar am hinteren Tochtertier unmittelbar nach der Durchschnürung festgestellt. Doch bestehen in bezug auf Intensität und Dauer der Drehbewegungen insofern erhebliche Unterschiede, als sie bei einer normalen Teilung langsamer vor sich gehen und nur Sekunden anhalten, während sie bei einer Zerschneidung in schnellem Tempo erfolgen und längere Zeit andauern.



Textfig. R.
Schema der Schnittführungen bei *Bursaria*.

Nachdem die Drehbewegungen langsamer geworden waren, setzte sich das Teilstück an einem Pflanzenteilchen fest. In dieser Lage verharrte es längere Zeit, wobei Cilien und Membranellen in lebhafter Bewegung blieben. Die Regenerationsvorgänge ließen sich daher leichter beobachten als bei einer normalen Teilung. Da der Regenerationsverlauf in beiden Teilen der gleiche ist, genügt es, die Vorgänge für einen Teil genauer zu beschreiben.

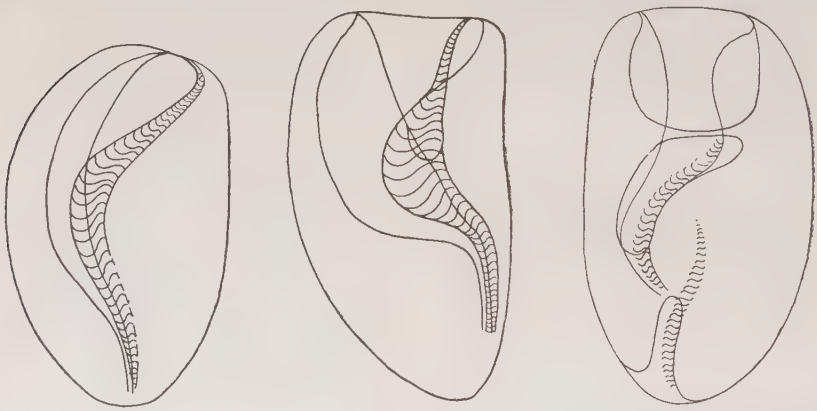
Ähnlich wie die ersten sichtbaren Veränderungen vor einer normalen Teilung in Rückbildungserscheinungen am mütterlichen Peristom bestehen, werden auch die Regenerationsvorgänge mit der Resorption der noch vorhandenen Peristomreste eingeleitet. Zunächst erfolgte eine Einschmelzung des vorhandenen Restes der alten Peristomhöhle. In demselben Maße erfuhr der Rest der adoralen Zone eine Rückbildung. Ähnlich wie bei einer natürlichen Teilung wurden die übrigen Teile des Mundapparates vollkommen rückgebildet. Während dieser Resorptionsprozesse wurden im Gegensatz zur normalen Teilung sämtliche noch vorhandenen Nahrungs-

körper ausgestoßen. Das Entoplasma der Teilstücke befand sich während des ganzen Regenerationsverlaufes in lebhafter strömender Bewegung.

Mit der endgültigen Rückbildung der alten Peristomreste hatte das Teilstück Kugelform angenommen, an der nichts mehr vom alten Peristom zu bemerken war (Textfig. S). Eine gewisse Polarität schien indessen erhalten zu bleiben, die aber nur durch eine Verdickung der Ectoplasmaschicht an einer Seite erkennbar war (Textfigur S). Mit diesen Feststellungen bestätige ich Lund's Angaben über die den Regenerationsvorgängen vorausgehende Desorganisation vorhandener Organellen (1917/18 p. 6 u. Taf. I). Auf diesem Stadium glich das Teilstück einer *Bursaria*, die unmittelbar vor der Encystierung steht (vgl. Lund, Taf. I) In der Tat sollen nach Lund (p. 6) die Teilstücke von diesem Stadium aus mitunter in den Cystenzustand übergehen. Nach Hartmann (1922 p. 367) reagierten die Versuchstiere überhaupt auf die Operation mit Encystierung, weshalb er *Bursaria* neben *Frontonia*, die die Operation nicht vertrug, zu den Formen zählt, die sich für Regenerationsversuche nicht eignen. Demgegenüber kann ich angeben, daß bei meinen Versuchen an *Bursaria* in keinem Falle das Versuchsobjekt mit Encystierung reagierte. Vielmehr trat nach dem zuletzt angegebenen Stadium eine Streckung des Teilstückes ein, wodurch es ovale Form annahm. Von dem schmäleren vorderen Ende aus erfolgte nun eine Eindellung, die sich in Form einer Rinne weiter nach hinten zog. Innerhalb derselben entstanden die neuen Membranellen in derselben Anordnung, wie sie früher für den hinteren Sprößling bei einer normalen Teilung angegeben wurden. Auf diesem Stadium war das Teilstück von einem solchen aus einer natürlichen Teilung hervorgegangenen nicht zu unterscheiden. Die weitere Ausbildung vollzog sich in derselben Art und Weise, wie sie früher für die Tochtertiere nach der Durchschnürung beschrieben wurde. Die Dauer des Regenerationsverlaufes währte bei diesen Teilstücken 7—9 Stunden. Sie richtet

Textfig. S. Teilstück 4 Stunden nach der Durchschneidung (Kugelform).

sich nach der Größe der Teilstücke, kann also auch rascher vor sich gehen. Die wiederhergestellten Tiere erschienen infolge des Mangels an Nahrungskörpern hell, durchsichtig und ließen daher den Macronucleus vollkommen erkennen. Innerhalb der nächsten 24 Stunden nach der Wiederherstellung hatten sich beide Tiere geteilt. Zahlreiche diesbezüglich angestellte Versuche führten immer wieder zu demselben Ergebnis. Nicht selten kam es vor, daß die wiederhergestellten Tiere Abweichungen im Verlauf ihrer Peristome aufwiesen (Textfig. T u. U), eine Erscheinung, die man mitunter auch bei normalen Tieren beobachten kann und worauf schon früher (S. 376) hingewiesen wurde. In einem Falle legte ein Regenerat noch ein zweites Peristom an, wobei das größere einen von einem normalen Mundapparat abweichenden Bau aufwies (Textfig. V).



Textfig. T. Textfig. U. Textfig. V.

Textfig. T u. U. Regenerate mit abweichendem Peristomverlauf.
Textfig. V. Regenerat (Heteromorphose).

Da sich die Peristombildung nach der Encystierung (nach Brauer) im Prinzip so verhält, wie bei einer Teilung, können wir zusammenfassend hervorheben, daß bei einer künstlichen Teilung in zwei nahezu gleich große Teilstücke sich die Peristomanlage und -ausbildung ebenso vollzieht, wie am hinteren Tochterindividuum einer natürlichen Teilung oder nach der Encystierung.

2. Querschnitte unterhalb des ventralen Ausschnittes und durch denselben. (Textfig. R.)

Wurden die Durchschneidungen so vorgenommen, daß durch Schnittführungen unterhalb des ventralen Ausschnittes oder in Höhe

desselben ungleich große Teilstücke entstanden, so vollzogen sich die Regenerationsvorgänge in jedem Teilstück in derselben Weise, wie sie vorhin beschrieben wurden. Ein Unterschied bestand in der Dauer des Regenerationsverlaufes. Je größer das Teilstück war, um so rascher vollzog sich die Wiederherstellung.

Bei einer Schnittführung in der bei b) angegebenen Richtung und Höhe (Textfig. R) erhält man in bezug auf ihre Größe erheblich verschiedene Teilstücke. Im vorderen größeren Teilstück war nahezu das ganze Peristom enthalten, das allerdings in seinem hinteren Teil eine nicht geringe Verletzung erfahren hatte. Das kleine hintere Teilstück enthielt bis auf einen geringen Rest der Peristomhöhle nichts vom alten Peristom. War der Schnitt so geführt, daß es auch vom Großkern nichts enthielt, so ging es nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde. Ich komme auf die Regenerationsfähigkeit kernloser Stücke noch zurück.

Im vorderen Teil traten zunächst auch Resorptionsvorgänge auf. Sie unterschieden sich aber von den vorhin beschriebenen und ähnelten denjenigen vor einer Teilung insofern, als eine vollkommene Rückbildung und damit zusammenhängend eine Kontraktion zur Kugel nicht stattfand. Ähnlich wie beim vorderen Tochtertier einer Teilung ein Rest der alten Peristomhöhle als Anlage für die neue erhalten bleibt, und die neue Membranellenzone schon angelegt wird, bevor die alte endgültig rückgebildet ist, greifen auch bei den vorliegenden Regenerationsvorgängen Rück- und Neubildungsprozesse derart ineinander, daß keine Lücke entsteht. Äußerlich ist dieses Verhalten auch daran zu erkennen, daß das Teilstück wohl ovale Form, niemals aber die einer Kugel annimmt.

Eine ähnliche Feststellung scheint auch Lund gemacht zu haben: „It seems to be true that larges pieces, for example anterior or posterior two-thirds, did not dedifferentiate as completely as the smaller pieces, for usually in the larger pieces traces of the oral apparatus never completely disappeared“ (1917/18 p. 6).

Die Reihenfolge der Rück- und Neubildung der Peristomteile sowie ihr Entwicklungsverlauf entsprechen somit den betreffenden Prozessen im vorderen Teilsprößling einer natürlichen Teilung. Ein ähnliches Verhalten gibt auch Dembowska für *Stylonychia* bei der Regeneration des Peristoms im vorderen Teilstück, daß das Peristom des Muttertieres enthielt, an (1925 p. 191).

Ob aber während des Regenerationsverlaufs bei *Bursaria* das ganze Cilienkleid resorbiert und neu gebildet wird, so wie es von den *Hypotrichen* bekannt ist, läßt sich durch Beobachtungen am

lebenden Tier und an Totalpräparaten kaum feststellen. Erst Untersuchungen der Regenerate an Mikrotomschnitten könnten diese Frage klarstellen. Andererseits liegt aber auch kein Grund vor, die Erscheinungen an hypotrichen Infusorien für *Bursaria* nicht anzunehmen. Verschiedene Momente sprechen dafür. Die Tatsache, daß nicht nur ein Ersatz der fehlenden Peristomteile stattfindet, sondern auch die alten vorhandenen Membranellen resorbiert und durch neue ersetzt werden, läßt den Analogieschluß zu, daß dieselben Prozesse auch für die Cilien gelten. Eine andere Besetzung mit Cilien, wie wir sie auf dem ganzen rechten Rande des ventralen Ausschnittes und auf dem Septum vorfinden, wäre ohne Resorptions- und Neubildungsprozesse der Cilien gar nicht denkbar.

3. Entfernen eines Stückes ohne Peristomreste.

Durch Schnittführungen, wie sie in Textfig. R durch c^1 und c^2 angedeutet sind, erhielt ich Teilstücke ohne Reste des alten Peristoms. Dagegen verblieb ein Teil des Macronucleus in dem herausgeschnittenen Stück.

Die ersten Veränderungen waren dieselben wie die unter Abschnitt 1 beschriebenen Vorgänge. Nachdem das Teilstück Kugelgestalt angenommen hatte, verharrte es in diesem Stadium 11 Stunden. Nach 7 Stunden hatte der Rest des Großkerns bandförmige Gestalt angenommen, aber an Breitenausdehnung erheblich eingebüßt. Die im Teilstück enthaltenen Nahrungskörper wurden ausgestoßen. Im Entoplasma traten einige verhältnismäßig große Vakuolen auf, was man auch sonst bei den Regeneraten beobachten kann. Nach 11 Stunden hatte das Teilstück ovale Form angenommen und zeigte deutlich eine Eindellung als Anlage für das neue Peristom. Innerhalb der Anlage traten auch bald die jungen Membranellen auf. Die weitere Entwicklung nahm ihren gewöhnlichen Verlauf. Nach 16 Stunden war das Tier wiederhergestellt.

Durch andere Schnittführungen wurden ähnliche Teilstücke ohne Reste der alten Membranellenzone oder der übrigen Teile des Peristoms erzielt. Sie regenerierten stets dann zum vollständigen Tier, wenn sie Teile des Großkerns enthielten.

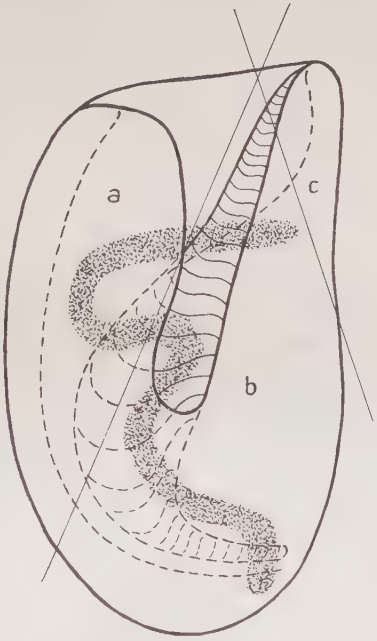
Aus diesen Versuchen erhellt, daß auch solche Teile zum vollständigen Tier regenerieren, die nichts vom alten Peristom enthalten, vorausgesetzt, daß Reste des Macronucleus vorhanden sind. Daß solche Teile erheblich längere Zeit zu ihrer Wiederherstellung brauchen, liegt in ihrer geringen Größe begründet.

4. Längsdurchschneidung und Durchtrennung in schiefer Richtung.

Sowohl bei Längsdurchschneidungen als auch bei Schnittführungen in schiefer Richtung (Textfig. R d u. e) trat typische Regeneration ein. In jedem Fall wurden die Reste vorhandener Organellen vollkommen resorbiert. Erst nach durchlaufenem Kugelstadium erfolgte nach der Streckung des Individuums die Neuanlage des Peristoms.

5. Zerteilung des Individuums in mehrere Teilstücke. (Textfig. W.)

Auch wenn die Tiere durch quer- oder schräg geführte Schnitte in mehr als zwei Teile zerlegt wurden, trat vollständige Regeneration ein, sobald das betreffende Stück Großkernsubstanzen enthielt. Im anderen Falle ging es nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde. Die Teilstücke a, b u. c in Textfig. W verhielten sich folgendermaßen. Das Teilstück a regenerierte innerhalb 14 Stunden zum normalen Tier. Teilstück b enthielt, wie aus Textfig. W hervorgeht, zwei getrennte Reste des Großkernes. Es wies nach 21 Stunden den ausgebildeten Zustand auf, wobei jeder Rest des Macronucleus zu einem vollständigen Großkern regeneriert war (Textfig. Y). Teil c ohne Großkernsubstanz löste sich 5 Stunden nach der Operation, nachdem es sich zur Kugel kontrahiert hatte, auf.



Textfig. W.
Schema der Schnittführungen (Zerlegen in mehrere Teilstücke).

Durch zwei Schnitte (Textfigur R f^1 u. f^2) erhielt ich ein Stück mit zwei getrennten Resten des Peristoms (1) und ein zweites mit dem übrigen Peristomrest (2). Beide Teilstücke enthielten Teile des Großkernes. Teilstück 2 kontrahierte sich sofort nach der Durchschneidung und nahm Kugelform an. Nach 20 Stunden war es wieder hergestellt und hatte Nahrung aufgenommen. Auch am Teilstück 1 fanden sofort Kontraktionen an der Wundfläche statt, die ein Zerfließen desselben verhinderten.

Die eigentümliche Form verhinderte indessen eine rasche Kontraktion zur Kugel. Nach $3^1/_2$ Stunden wurde der untere lange Teil abgeschnürt. Das größere Stück war nach einer typischen Regeneration im Laufe von 20 Stunden wiederhergestellt. Am kleineren abgeschnürten Stück fand zunächst eine Rückbildung der noch vorhandenen Membranellen statt. Dann verharrte es 16 Stunden im Stadium der Kugelform, bis es sich auflöste. Im aufgelösten Plasma vor nichts vom Macronucleus zu bemerken.

6. Regeneration kernloser Stücke. (Textfig. R g.)

Die durch die Operationen erhaltenen, aus verschiedenen Körperteilen stammenden kernlosen Stücke, verhielten sich alle gleich. Sie lösten sich nach mehr oder weniger langer Zeit unter der bekannten Vakuolisierung des Entoplasmas auf. Wohl kam eine gewisse Regulation der äußeren Körpergestalt dadurch zustande, daß sich die Wundränder zusammenzogen, vorhandene Organellenreste resorbiert wurden, und die Teilstücke Kugelgestalt annahmen (Textfig. Z). In keinem Falle erfolgte aber eine Wiederherstellung. Nicht einmal die Anlage für ein neues Peristom konnte festgestellt werden. Wohl war es möglich, solche kernlosen Teilstücke bis über 60 Stunden am Leben zu erhalten. Wie weit hierbei die Kleinkerne eine Rolle spielen, ist schwer zu sagen. Bei der verhältnismäßig großen Zahl derselben und ihrer unregelmäßigen Verteilung (Textfig. G) ist es nicht nur möglich, sondern sogar höchst wahrscheinlich, daß mitunter derartige Teilstücke einen oder mehrere Micronuclei enthielten, auch wenn sie nichts vom Großkern mitbekamen. Die wirklichen Verhältnisse lassen sich am lebenden Tier infolge der Kleinheit der Gebilde nicht feststellen.

7. Abtrennung von Teilen ohne Verletzung des Macronucleus und des Peristoms.

Bei den eben beschriebenen Versuchen taucht die Frage auf: Wie verhielten sich die durch die verschiedenen Arten der Operation entstandenen Individuen, bei denen weder das Peristom noch der Großkern verletzt wurden? Derartige mitunter unabsichtlich erhaltenen Tiere, bekommt man auch durch Schnittführungen, wie sie in Textfig. R durch h^1 u. h^2 angegeben werden.

Diese Art der Operation bewirkte keinerlei Veränderung am Infusor, die als Regeneration zu bezeichnen wäre. Die Tiere nahmen unmittelbar nach erfolgter Abschneidung Nahrung zu sich. Auch war die Koordination der Bewegungen nicht gestört, denn die Tiere

rotierten nicht, was man sonst bei den Teilstücken beobachten konnte. Auch hier erfolgte eine Kontraktion der Wundränder, wodurch die verhältnismäßig kleine Wundfläche von der Ectoplasmaschicht im wesentlichen bedeckt wurde. Aus diesem Grunde ist es auch erklärlich, daß Cilien an der Schnittfläche zu beobachten waren. Um Neubildungen derselben handelt es sich hierbei aber nicht. Die operierten Tiere verhielten sich wie normale Individuen. Unter günstigen Bedingungen teilten sie sich im Laufe der nächsten 24 Stunden spontan, wodurch ein Ausgleich, der durch die Operation und die Kontraktion der Wundränder entstandenen Unebenheit, erfolgte.

c) Diskussion.

Aus den Untersuchungen geht erneut hervor, daß sich *Bursaria truncatella* für Regenerationsversuche gut eignet. Die Resorption und Neubildung des Peristoms bei künstlicher Teilung des Versuchstieres erfolgt auf dieselbe Art und Weise wie bei einer natürlichen Teilung oder nach der Encystierung. Ob eine vollkommene oder teilweise Resorption der Reste des alten noch vorhandenen Peristoms stattfindet und damit zusammenhängend die Bildung des neuen Mundapparates nach erfolgter Rückbildung eintritt oder mit ihr Hand in Hand geht, ist von der Größe des Teilstückes und dem von ihm enthaltenen Rest des alten Peristoms abhängig. Im allgemeinen tritt eine vollkommene Rückbildung der vorhandenen Organellenreste ein und damit zusammenhängend eine Abrundung des Teilstückes. Erst mit der Annahme einer ovalen Form setzt die Neubildung der fehlenden Organe ein. Der erste Fall tritt ein, wenn es sich lediglich um Verletzungen des Peristoms handelt, bzw. wenn nur geringe Teile abgetrennt werden.

Schon Balbiani gibt an, daß bei künstlicher Teilung eines Infusors ein neues Peristom auf die nämliche Art wie bei der normalen Teilung angelegt wird. Gruber (1886 p. 4) beobachtete, daß bei künstlich geteilten *Stentoren* am hinteren Teilsprößling die neue adorale Zone in der gleichen Weise gebildet wird wie im Verlauf der natürlichen Teilung. Schuberg (1891 p. 232) erweitert diese Angabe dahin, „daß sie sogar sich ganz in demselben Verhältnis zur Verästelungszone befindet wie die eines spontan sich teilenden Tieres“. Er zieht daraus den Schluß, „daß die Bildung neuer Organula auch im Infusorienkörper an bestimmte Regionen gebunden ist, ferner aber auch, daß die Neubildung durch Regeneration mit den auf natürlichem Wege entstehenden Neubildungen

dentisch ist". Auch die neueren Untersuchungen an hypotrichen Infusorien führten zu demselben Ergebnis (Dembowska 1925).

Aus den beschriebenen Versuchen ist ferner zu ersehen, daß durch die Regenerationsvorgänge kein bloßer Ersatz der fehlenden abgeschnittenen Teile erfolgt, sondern daß die Neubildung von Organellen erst nach vorangegangener Resorption der noch vorhandenen alten einsetzt. Mit dieser Feststellung bestätige ich die Ergebnisse der Untersuchungen von Lund (1917/18) an *Bursaria* sowie diejenigen von Dembowska (1925) an *Stylonychia*. Wahrscheinlich erfolgt auch ähnlich wie bei den hypotrichen Infusorien eine Resorption und Neubildung des gesamten Cilienkleides, was eine vollkommene Reorganisation des Individuums zur Folge hätte.

Die Versuche zeigen weiterhin, daß Reste des alten Peristoms auf die Möglichkeit einer Neubildung desselben keinen Einfluß ausüben; denn auch solche Teilstücke regenerierten zu vollständigen Tieren, die keinerlei Peristomreste besaßen. Solche Beobachtungen wurden wiederholt von früheren Autoren an anderen Infusorien gemacht. So kann das Hinterende von *Stentor* den fehlenden Vorderteil mit der kompliziert gebauten Mundspirale regenerieren (Gruber). Auch die hinteren Teilstücke von *Stylonychia* bildeten neue Peristome, obwohl sie nichts vom alten enthielten (Dembowska).

In der Literatur über die Regeneration der Infusorien findet man wiederholt Angaben über Wiederherstellung von kernlosen Stücken (Gruber, Verworn, Ishikawa, Prowazek, Sokoloff). Es handelt sich dabei aber kaum um lebensfähige Wiederherstellung. Prowazek erhielt solche Individuen durch Operation an *Stentor*, der einer Wärmekultur entnommen war, ferner bei wiederholter Regeneration an einem Tier. Auch nach Sokoloff (1924) regenerierten kernlose Stücke von *Bursaria* bis zu einem gewissen Grade, wenn sie unmittelbar im Anschluß an Erwärmung operiert wurden. „Nach Ablauf von einiger Zeit vertauschten sie die kugelige Gestalt mit einer ovalen, bildeten ein Peristom und führten aktive Bewegungen aus" (p. 202). Die Lebensdauer dieser Regeneratoren war verschieden lang. Doch wurde keine vollkommene Wiederherstellung erzielt. Nach Stevens (1903) können kernlose, dem Vorderteil von *Stentor* entnommene Bruchstücke ihr Peristom wiederaufbauen, während vom Hinterende stammende, ebenfalls kernlose Teile kein neues bilden. Wird von dem Peristom das aborale Ende abgetrennt, so entstehen neue Membranellen von der Schnittlinie aus. Sowohl nach Lund (1917/18) als auch nach meinen Feststellungen bezüglich der Membranellenbildung bei *Bursaria* erfolgt erst eine Resorption der

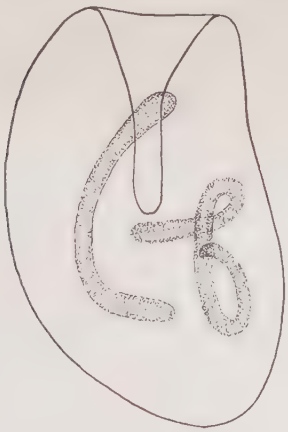
alten Membranellen bevor neue entstehen. Dasselbe gibt auch Dembowska (1925) für *Stylonychia* an.

Eine Regeneration kernloser Stücke wurde von mir in keinem Falle beobachtet. Dasselbe geht aus Lund's Angaben (1917/18) hervor: „Pieces without a part of the macronucleus never regenerate, but regeneration is possible in pieces which contain only a small part of the macronucleus" (p. 6).

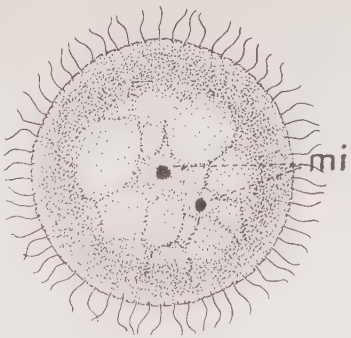
Im Gegensatz zu Dembowska, die den kernlosen Stücken von *Stylonychia* auch eine Resorptionsfähigkeit abspricht, kann ich angeben, daß bei *Bursaria* durch Rückbildung vorhandener Membranellen auch bei kernlosen Stücken eine gewisse Regulation eintrat (Textfig. Z).

Somit ist erneut die Bedeutung und die Notwendigkeit des Großkernes für die Regenerationsvorgänge festgestellt. Abgesehen davon, daß er für die Neubildungsprozesse selbst unerläßlich ist, wäre auch eine weitere Abwicklung der lebenswichtigen Funktionen nach erfolgter Wiederherstellung ohne Großkern unmöglich.

Aus den unter Abschnitt e) angeführten Versuchen erhellt ferner, daß Teilstücke mit zwei Großkernresten zu einem Individuum mit zwei vollständigen Kernen regenerierten (Textfig. Y). Wiederholte ähnliche Versuche führten zu demselben Ergebnis. Vielleicht haben wir hier eine Erklärung für das vereinzelte Vorkommen von zwei Großkernen bei normalen Tieren (Textfig. H u. J).



Textfig. Y.



Textfig. Z.

Textfig. Y. Regenerat mit zwei Großkernen.
Textfig. Z. Kernloses Stück nach 7 Stunden.

Was die Bedeutung der Micronuclei für die Regenerationsvorgänge bei *Bursaria tr.* anlangt, so könnte das Vorhandensein von

Kleinkernen in Teilstücken mit Großkernresten, die stets zu einem vollständigen Tier regenerierten, gewisse Schlüsse auf den Einfluß derselben zulassen. Diese Möglichkeit wird auch von Lund (1917/18) in Erwägung gezogen. Daß indessen den Kleinkernen allein keine Bedeutung für die Wiederherstellung von *Bursaria tr.* zukommt, erhellt aus der Tatsache, daß bei großkernlosen Stücken in keinem Falle eine Regeneration erfolgte, obwohl auch bei solchen Teilstücken die Möglichkeit des Vorhandenseins von Kleinkernen sehr groß ist. Den wirklichen Beweis dafür ergeben fixierte Teilstücke, die des Macronucleus entbehren, an denen man aber ein oder mehrere Micronuclei beobachten kann (Textfig. Z).

Mit diesen Feststellungen ist erneut gezeigt, daß der Kleinkern für die Regenerationsprozesse der Infusorien wenig oder vielleicht gar keine Bedeutung hat. Schon Balbiani (1892)[1]) stellte fest, daß der Micronucleus sowohl für die Wiederherstellung als auch für die anderen Lebensprozesse überhaupt keine Rolle spiele. Auch Gruber (1886 p. 18) konnte keinen Einfluß entdecken, den die Micronuclei von *Stentor* auf die Regenerationsvorgänge auszuüben imstande wären. Die Ergebnisse neuerer Untersuchungen über diese Frage bestätigen im allgemeinen die angeführte Ansicht, wenn auch andere Meinungen zum Ausdruck gebracht werden. So fand Stevens (1904 p. 37), daß bei gewissen Teilen von *Licnophora* keine Regeneration stattfand, wenn nicht außer einem Teil des Großkernes auch der Micronucleus vorhanden war. Obwohl Lewin (1911 p. 342) eine Vermehrung der Micronuclei in Teilstücken von *Stylonychia* festzustellen glaubte, lehnt er doch einen Einfluß derselben auf die Regenerationsvorgänge ab. Diese Ansicht wird von Hewitt (1914 p. 175) durch Untersuchungen an *Pleurotricha* bestätigt, wonach eine Vermehrung der Kleinkerne nicht stattfindet. Bei *Uronychia* konnte Young (1922) feststellen, daß die Kraft, verloren gegangene Teile zu ersetzen, nicht von dem Vorhandensein der Micronuclei abhängt: „In Uronychia it is clear that regeneration can and does take place under certain conditions without the presence of any micronucleus“ (p. 384). Doch erachtet er für eine vollkommene Wiederherstellung den Einfluß des Micronucleus als wesentlich, da Teilstücke ohne Kleinkerne zu anormalen Individuen regenerierten (p. 384). Nach Untersuchungen an *Spathidium* und *Blepharisma* hebt E. L. Moore (1924) hervor, daß die Kleinkerne auch indirekt keinen Einfluß auf die Regeneration ausüben, indem sie vielleicht einen neuen Macronucleus zu bilden

[1]) Nach Lewin 1911 p. 332 und Sokoloff 1924 p. 151.

imstande wären. „The micronucleus apparently plays no role in form regulation, although it is necessary for reproduction. It is evident, too, that it is unable under those conditions to give rise to a new macronucleus, although a priori such a possibility might not be inconceivable“ (p. 301).

Bei Abschneidung ohne Verletzung des Macronucleus oder des Peristoms erfolgt keine Regeneration. Die auf diese Weise operierten Tiere verhalten sich wie normale. Der Ausgleich der Unebenheiten an der verletzten Stelle durch die natürliche Teilung ist ein Beweis für die Regeneration des Ectoplasmas bei der Durchschnürung. Ähnliche Versuche hat Dembowska (1925) an *Stylonychia* angestellt, wobei Amputation einer oder mehrerer Caudalborsten (p. 194) sowie Entfernung von Plasmastücken ohne Cirren (p. 199) keine Regeneration bewirkten. Auf Grund ihrer Befunde spricht Dembowska die Ansicht aus, daß der Regenerationsreiz in einer Störung der Koordination des gesamten Organismus liege (p. 207). Da bei meinen Versuchen die erwähnten Eingriffe, welche keine Regeneration zur Folge hatten, auch keine Störung des physiologischen Gleichgewichts bewirkten, so sprechen sie für ihre Ansicht.

9. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. a) *Bursaria truncatella* läßt sich das ganze Jahr über kultivieren, so daß man zu jeder Jahreszeit lebendes Material zur Verfügung haben kann.

b) Sie teilt sich bei günstigen Nahrungs- und Temperaturbedingungen innerhalb von 24 Stunden einmal und zwar zu allen Tages- und Nachtzeiten, vorzugsweise nachts.

c) Niedrige Temperatur und dauernde Dunkelheit veranlassen *Bursaria* zur Encystierung.

d) Reichliche Nahrung begünstigt die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung. Hunger bringt sie nicht vollkommen zum Stillstand.

e) Teilungen können bei Tieren von sehr verschiedener Größe stattfinden.

2. Das Peristom, bestehend aus Peristomhöhle, Membranellenzone, Peristomband, Septum und Mundspalte, durchzieht in einer halben korkenzieherartigen Windung nahezu den ganzen Körper.

3. Die Basalkörperchen sind nicht die Endpunkte der inneren Teile der Cilien; von ihnen gehen nach innen sehr feine Fibrillen ab.

4. a) Die ersten sichtbaren Veränderungen vor der Teilung bestehen in der Rückbildung des alten Peristoms und der Kontraktion des Macronucleus.

b) Im vorderen Teilsprößling wird im Zusammenhang mit dem Peristom des Muttertieres ein neuer Mundapparat gebildet. Ein geringer Rest der alten Peristomhöhle bleibt als Anlage für die neue bestehen; die neue Membranellenzone entsteht in demselben Maße, wie die alte schwindet.

c) Das Peristom des hinteren Tochtertieres wird vom alten unabhängig neu angelegt.

d) Bei der Teilung von *Bursaria tr.* wird das ganze Wimperkleid der beiden Teilsprößlinge erneuert und die Alveolarschicht reorganisiert.

5. a) Die Anlage des Peristoms für jedes Tochtertier besteht in einer oberflächlich liegenden, wenig vertieften Rinne, deren rechter erhöhter Rand mit Cilien besetzt ist und auf deren linkem flachem Rand und Grund die Membranellen stehen.

b) Die Teilung des Großkerns erfolgt erst mit der endgültigen Durchschnürung des Körpers.

6. a) Die neue Peristomhöhle entsteht durch Einsenkung.

b) Das Septum wird sekundär durch Umwachsung des hinteren Teiles des rechten Randes der ursprünglich freien Peristomanlage gebildet.

c) Der gesamte Teilungsvorgang vom Auftreten der ersten sichtbaren Vorbereitungen bis zur Fähigkeit der Nahrungsaufnahme seitens der Tochtertiere nimmt 4—5 Stunden in Anspruch.

7. Das kompliziert gebaute Peristom von *Bursaria tr.* läßt sich auf Grund seiner Entwicklung auf einen ursprünglicheren Typus zurückführen.

8. a) Die Resorption und Neubildung des Peristoms bei einer künstlichen Teilung erfolgt auf dieselbe Art und Weise, wie bei der natürlichen oder nach der Encystierung.

b) Reste des alten Peristoms üben auf die Möglichkeit einer Neubildung desselben keinen Einfluß aus.

c) Teilstücke mit zwei getrennten nahezu gleichgroßen Resten des Macronucleus regenerieren zu einem Tier mit zwei Großkernen.

d) Großkernlose Teilstücke regenerieren nicht, auch wenn sie Micronuclei enthalten; es tritt nur eine Regulation dieser Teile durch Resorption vorhandener Organellenreste ein.

e) Bei Abtrennung von Teilen ohne Verletzung des Macronucleus und des Peristoms erfolgt keine Regeneration.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. Korschelt, der mir die Anregung zu diesen Untersuchungen gab, und mich in gütigster Weise durch seinen Rat unterstützte, bin ich zu tiefstem Danke verpflichtet. Auch den Assistenten des Instituts, Herrn Prof. Dr. C. Tönniges, Herrn Dr. K. v. Haffner und Herrn Dr. O. Mattes sage ich an dieser Stelle meinen Dank.

Literaturverzeichnis.

Die mit * versehenen Arbeiten waren mir nicht zugänglich.

Balbiani, E. S.: (1860a): Observations et expériences sur les phénomènes de la reproduction fissipare chez les infusoires ciliés. Compt. rend. T. 50.

*— (1860b): Du rôle des organes générateurs dans la division spontanée des infusoires ciliés. Journ. de la physiol. T. 3.

*— (1881/82): Les protozoaires. Leçons faites au collège de France. Journ. de Micrographie.

*— (1890): Étude sur le Loxode. Ann. Micrograph. T. 2 Vol. 2.

— (1891): Sur les régénérations successives du péristome etc. Zool. Anz. Jahrg. 14.

*— (1892): Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Ann. de Micrograph. T. 4.

Becher, S. (1921): Untersuchungen über Echtfärbung der Zellkerne. Berlin.

Blochmann, F. (1895): Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers. Abteilung I: Protozoen. Hamburg, 2. Aufl.

Born, G. (1883): Die Plattenmodelliermethode. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.

— (1888): Noch einmal die Plattenmodelliermethode. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 5.

Bozler, E.: (1924): Über die Morphologie der Ernährungsorganellen und die Physiologie der Nahrungsaufnahme bei Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 49.

Brauer, A. (1885): Bursaria truncatella unter Berücksichtigung anderer Heterotrichen und der Vorticellinen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 19.

Bütschli, O. (1876a): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenb. Naturforsch. Ges. Bd. 10.

— (1876b): Über die Entstehung des Schwärmsprößlings der Podophrya quadripartia. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10.

— (1887/89): Infusorien. in: Bronn's Klassen u. Ordn. des Tierreichs. Leipzig.

Calkins, G. N. (1911a): Effects produced by cutting Paramaecium cells. Biol. Bull. Vol. 21.

— (1911b): Regeneration and cell division in Uronychia. The Journ. Exper. Zool. Vol. 10.

Dembowska, W. S. (1925): Studien über die Regeneration von Stylonychia mytilus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 104.

Doflein, F.: (1916): Protozoenkunde. Jena, 4. Aufl.

Dogiel, V. (1925): Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden). Arch. f. Protistenk. Bd. 50.

Eberlein, R. (1895): Über die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.

Engelmann, Th. W. (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Morph. Jahrb. Bd. 1.

— (1880): Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 23.

Erhard, H. (1910): Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.

*Fabre-Domergue, P. (1890): Matériaux pour servir à l'histoire des Infus. ciliés. Ann. Micr. Paris T. 5 Vol. 3.

Frenzel, F. (1886): Zum feineren Bau des Wimperapparates. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28.

Goldschmidt, R. (1905): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5.

— (1910): Das Skelett der Muskelzelle von Ascaris nebst Bemerkungen über den Chromidialapparat der Metazoenzelle. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4.

Gruber, A. (1884): Über Kern und Kernteilung bei Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40.

— (1885): Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 4.

— (1885/86): Über künstliche Teilung bei Infusorien. Ibid. Bd. 5.

— (1886): Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg i. B. Bd. 1 H. 2.

Günther, A. (1899): Untersuchungen über die im Magen unserer Hauswiederkäuer vorkommenden Wimperinfusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65.

Hamburger, C. (1903): Beiträge zur Kenntnis von Trachelius ovum. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

Hartmann, M. (1922): Über den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regeneration. Biol. Zentralbl. Bd. 42.

Heidenhain, M. (1899): Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16.

— (1907): Plasma und Zelle. I. Jena.

— (1911): Plasma und Zelle. II. Jena.

Hertwig, Richard (1877): Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.

— (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 17.

— (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße. Biol. Zentralbl. Bd. 23.

— (1924): Lehrbuch der Zoologie. 14. Aufl.

Hewitt, J. H. (1914): Regeneration of Pleurotricha after Merotomy with Reference Especially to the number of Micronuclei and the occurrence of Uninucleate Cells. Biol. Bull. Bd. 27.

Ikeda, R. (1906): Über das Epithel im Nebenhoden des Menschen. Anat. Anz. Bd. 29.

Ishikawa, H. (1913): Wundheilungs- und Regenerationsvorgänge bei Infusorien. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 35.

Johnson, P. (1893): Morphology and biology of the Stentor. Journ. of Morph. Vol. 8.

Jordan, H. E. and Helvestine, F. jr. (1923): Ciliogenesis in the epididymis of the white rat. Anatomical Record Vol. 25.

Kastschenko, N. (1886): Methode zur genauen Rekonstruktion kleiner mikroskopischer Gegenstände. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.

Khainsky, S. (1911): Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien (Paramaecium caudatum). Arch. f. Protistenk. Bd. 21.

Kölsch, K. (1902): Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 16.
Korschelt, E. (1889): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 4.
Korschelt, E. u. Heider, K. (1902): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena, 1. u. 2. Aufl.
Korschelt, E. (1907): Regeneration und Transplantation. Jena.
Lang, A. (1913): Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. I. Bd.: Protozoen. Jena.
Lewin, K. R. (1911): The behavior of the infusorian micronucleus in regeneration. Roy. Soc. Proc., Ser. B Vol. 84.
— (1910/12): Nuclear relations of Paramaecium caudatum during the asexual period. Camb. Phil. Soc. Proc. Vol. 16.
Lillie, F. E. (1896): On the smallest parts of Stentor capable of regeneration. Journ. of Morph. Vol. 12.
Lund, E. J. (1914a): The relations of Bursaria to food. I. Journ. of Exper. Zool. Vol. 16.
— (1914b): The relations of Bursaria to food. II. Ibid. Vol. 17.
— (1917/18): Reversibility of morphogenetic processes in Bursaria. Ibid. Vol. 24.
Maier, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
Maupas, E. (1888): Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. d. zool. exp. et gén. (2. série).
Meves, Fr. (1907): Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. 31.
— (1908): Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72.
Möbius, K. (1888): Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 54, V.
Moore, L. E. (1924): Regeneration at various phases in the life-history of Spathidium spathula and Blepharisma undulans. Journ. of exp. Zool. Vol. 39.
Neresheimer, E. (1903): Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
Nierenstein, M. (1920): Über das Wesen der Vitalfärbung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 179.
Norman, J. R. (1923): Methods and Technique of reconstruction. Journ. of the Roy. Micr. Soc.
Nussbaum, M. (1886): Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. I. Über spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26.
Peter, K. (1906): Die Methoden der Rekonstruktion. Jena.
Plate, L. (1886): Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des Gammarus pulex lebender Ectoparasiten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.
v. Prowazek, S. (1898): Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Ibid. Bd. 63.
— (1899): Protozoenstudien: Bursaria truncatella und ihre Conjugation. Arb. a. d. zool. Inst. d. Universität Wien.
— (1904a): Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.
— (1904b): Die Encystierung bei Dileptus. Ibid. Bd. 3.
— (1904c): Degenerative Hyperregeneration bei Protozoen. Ibid. Bd. 3.

Rényi, G. (1924): Untersuchungen über Flimmerzellen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 73.

Saguchi, S. (1917): Studies on ciliated cells. Journ. Morph. Bd. 29.

Schewiakoff, W. (1889): Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Biblioth. Zool. Heft 5.

Schmidt, W. F. (1921): Untersuchungen über Bau und Lebenserscheinungen von Bursella spumosa, einem neuen Ciliaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 95.

Schuberg, A. (1886): Über den Bau der Bursaria truncatella. Morph. Jahrb. Bd. 12.

— (1888): Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zool. Jahrb. Bd. 3.

— (1891a): Zur Kenntnis von Stentor coeruleus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 4.

— (1891b): Über Organisationsverhältnisse der Infusorien des Wiederkäuermagens. Sitz.-Ber. d. Physikal.-Med. Ges. zu Würzburg.

— (1899): Zur Kenntnis des Teilungsvorganges bei Euplotes patella. Verhandl. d. naturwiss.-med. Vereins zu Heidelberg Bd. 6.

Sokoloff, Boris (1923): Hunger and regeneration. Journ. of the Roy. Micr. Soc.

— (1924): Das Regenerationsproblem bei Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 47.

Stein, S. (1854): Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig.

— (1859): Der Organismus der Infusorien. I. Abt. Leipzig.

— (1867): Der Organismus der Infusorien. II. Abt. Leipzig.

Stevens, N. M. (1903): Notes on regeneration in Stentor coeruleus. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 16.

— (1904): Further studies on the Ciliate Infusoria, Licnophora and Boveria. Arch. f. Protistenk. Bd. 3.

Thon, K. (1905): Über den feineren Bau von Didinium nasutum. Ibid. Bd. 5.

Tönniges, C. (1914): Die Trichocysten von Frontonia leucas und ihr chromidialer Ursprung. Ibid. Bd. 32.

— (1919): Weitere Mitteilungen über die feineren Bauverhältnisse und über die Fortpflanzung von Opalina ranarum. Sitz.-Ber. d. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturwiss. zu Marburg Nr. 6.

v. Tschermak, A. (1924): Allgemeine Physiologie. Bd. 1. Berlin.

*Wallengren, H. (1895): Studier öfver ciliata Infusorier II. u. IV. Lunds. Univ. Arskrift Vol. 6.

— (1901): Neubildungs- und Resorptionsprozesse bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 15.

— (1902): Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. Zeitschrift f. allgem. Physiol. Bd. 1.

Young, D. B. (1922): A contribution to the morphology and physiology of the genus Uronychia. Journ. of exp. Zool. Vol. 36.

Tafelerklärung.

Tafel 17—22.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

amz = alte Membranellenzone, ap = altes Peristom in Rückbildung, aph = alte Peristomhöhle, mz = Membranellenzone, nmz^1 und nmz^2 = neue Membranellenzonen, np = Anlage für das neue Peristom, nph = Anlage für die neue Peristomhöhle, p = Peristom, pw = Peristomwinkel, qub = Querband, va = ventraler Ausschnitt.

Die übrigen Abkürzungen wie in den Textfiguren.

Vergrößerungen: Fig. 1 = $^2/_3$ · ca. 560, Fig. 2—7 = $^4/_5$ · ca. 320, Fig. 8—24 = $^4/_5$ · ca. 560.

Tafel 17.

Fig. 1. *Bursaria truncatella* von der Ventralseite aus gesehen.

Fig. 2—5. *Bursaria* in Teilung.

Fig. 2. Rückbildung des Peristoms, beginnende Kontraktion des Macronucleus.

Fig. 3. Anlagen des neuen Peristoms für die Tochtertiere, der kontrahierte Großkern.

Tafel 18.

Fig. 4. Längsstreckung des Tieres und des Kernes vor der Einschnürung.

Fig. 5 unmittelbar vor der Durchschnürung.

Tafel 19.

Fig. 6 u. 7. *Bursaria* nach der Durchschnürung.

Fig. 6. Ein Tochtertier 10 Minuten nach der Durchschnürung (beginnende Einsenkung des Peristoms).

Fig. 7. $1^1/_2$ Stunde nach der Durchschnürung (Ausbildung des Peristoms).

Fig. 8. Querschnitt durch den vorderen Teil eines wie in Fig. 2 dargestellten Stadiums (Einschmelzung der Peristomhöhle). en = das vordringende Entoplasma, zur Ausfüllung der Peristomhöhle.

Fig. 9. Querschnitt durch den hinteren Teil eines frühen Stadiums der Vorbereitung zur Teilung (das in Rückbildung begriffene alte Peristom und die Anlage des neuen für das zweite Tochtertier).

Tafel 20.

Fig. 10. Querschnitt durch den vorderen Teilsprößling (Stadium wie Fig. 3).

Fig. 11. Querschnitt durch die Mitte (unmittelbar vor dem Peristomwinkel) eines wie in Fig. 3 dargestellten Stadiums. (Das in Rückbildung begriffene alte Peristom.)

Fig. 12. Querschnitt in derselben Höhe durch ein späteres als in Fig. 11 dargestellten Stadiums.

Fig. 13. Querschnitt in derselben Höhe. (Stadium später als Fig. 12.)

Fig. 14. Querschnitt in Höhe des membranellenfreien Teiles zwischen den beiden neuen adoralen Zonen. (Stadium wie Fig. 12.)

Fig. 15. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Teilsprößlings. (Stadium wie Fig. 5.)

Tafel 21.

Fig. 16. Querschnitt durch die Mitte eines Teilsprößlings. (Stadium wie Fig. 5.)

Fig. 17. Querschnitt in Höhe der Teilungsebene. (Stadium wie Fig. 5.)

Fig. 18. Querschnitt durch ein Tochtertier unmittelbar nach der Durchschnürung.

Fig. 19. Querschnitt durch den vorderen Teil eines Tochtertieres. (Stadium wie Fig. 6.)

Fig. 20. Querschnitt durch den hinteren Teil desselben Tochtertieres.

Tafel 22.

Fig. 21—24. Ausgewählte Schnitte einer Querschnittserie durch ein Tochtertier von vorn nach hinten. (Stadium wie Fig. 7.)

Fig. 21. Querschnitt durch den vorderen Teil.

Fig. 22. Querschnitt in Höhe der Mitte des ventralen Ausschnittes.

Fig. 23. Querschnitt unmittelbar vor dem Peristomwinkel.

Fig. 24. Der auf Fig. 23 unmittelbar folgende Schnitt.

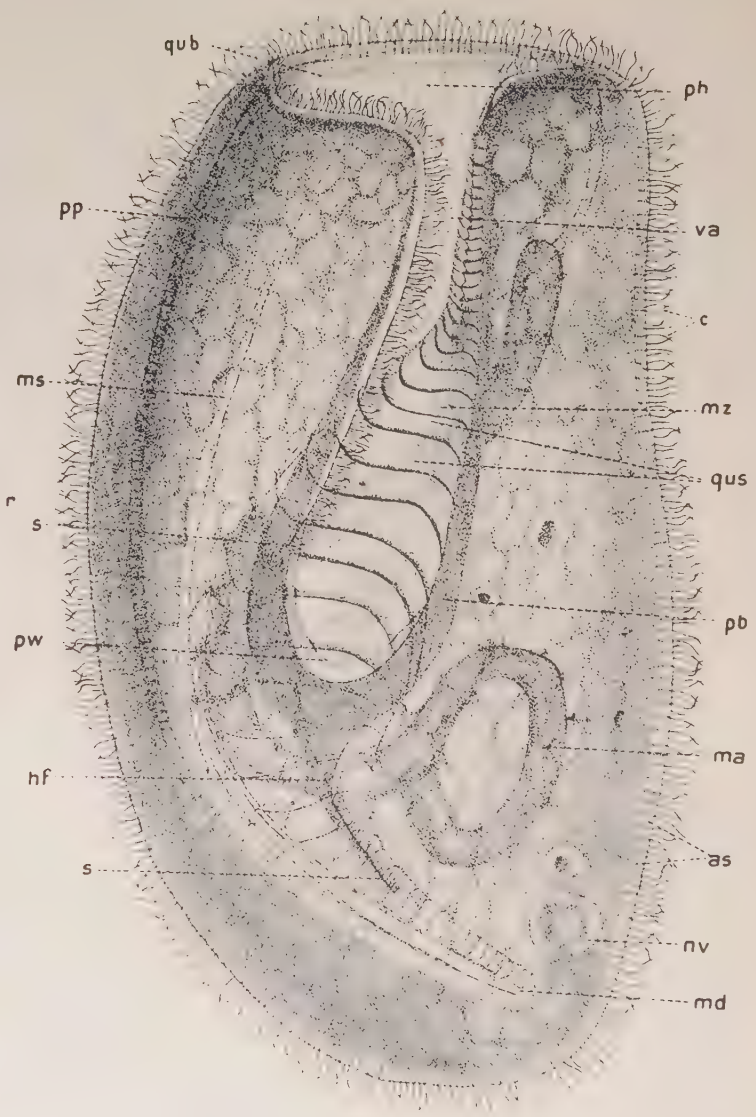


Fig. 1.

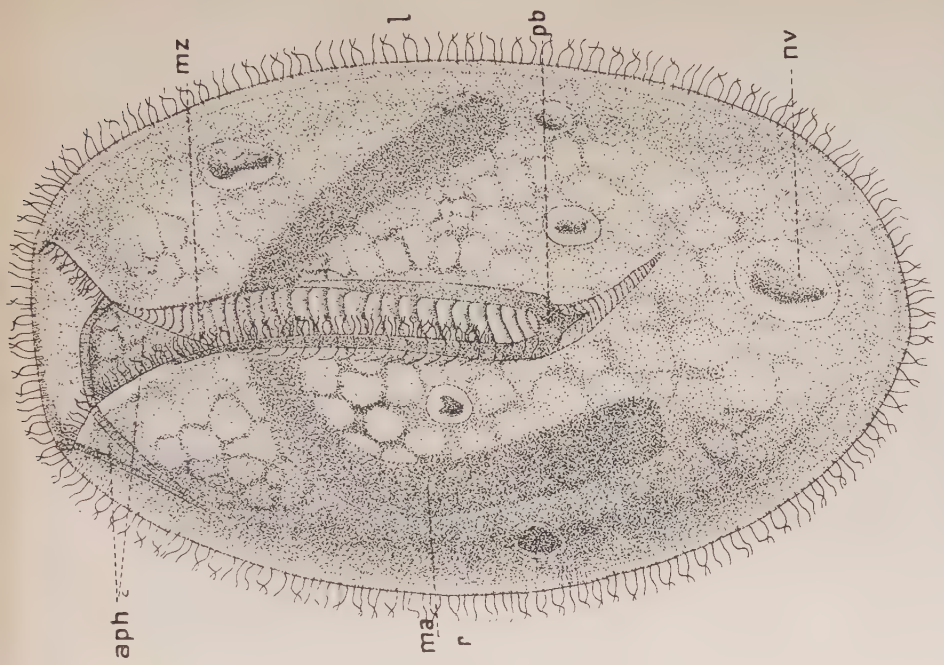


Fig. 2.

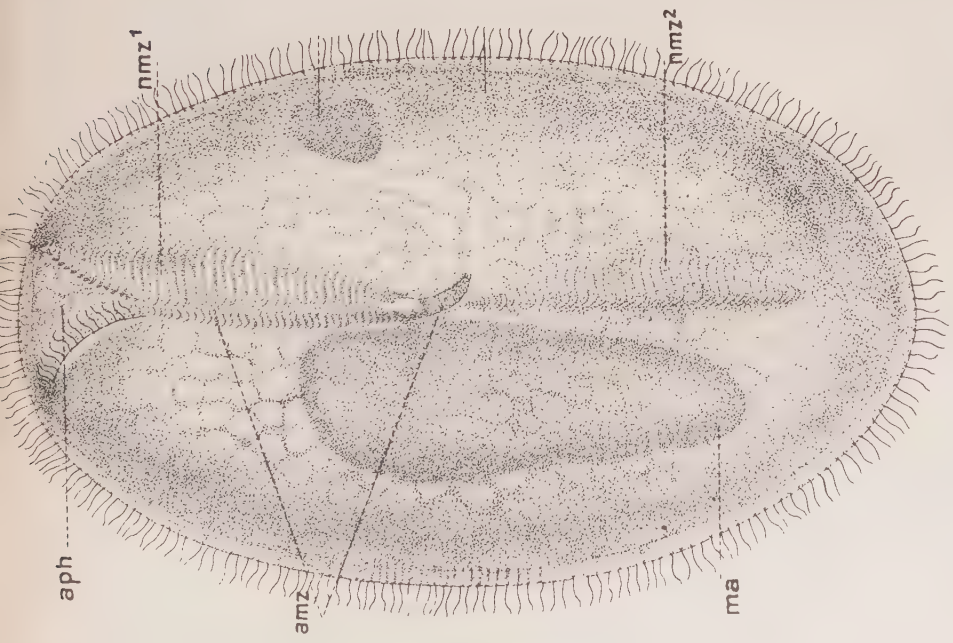


Fig. 3.

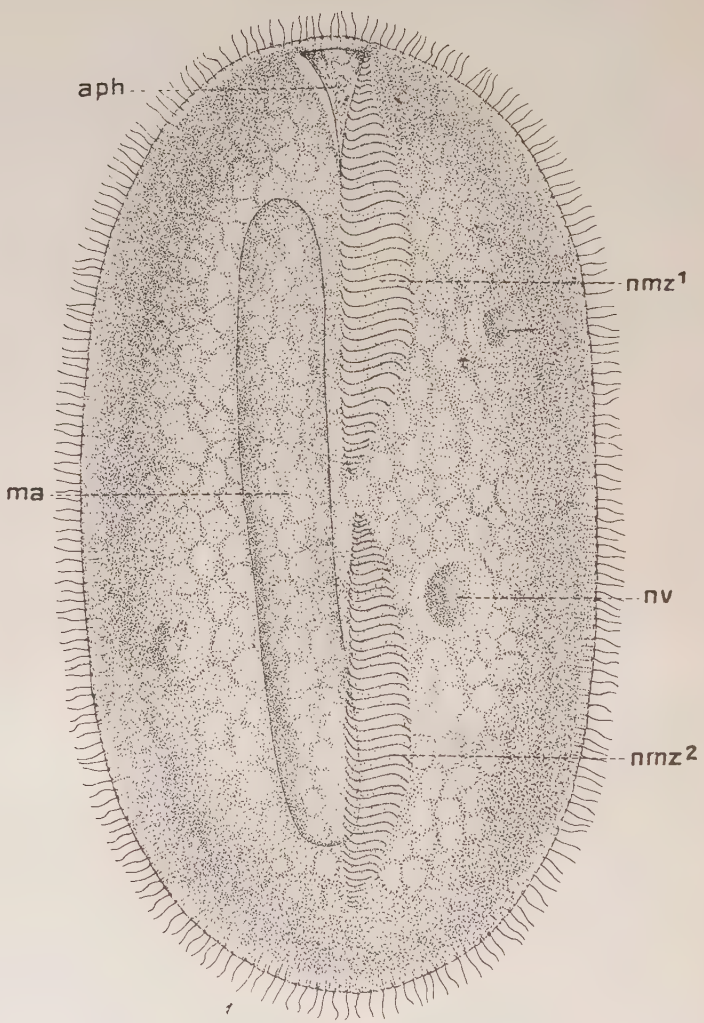


Fig. 4.

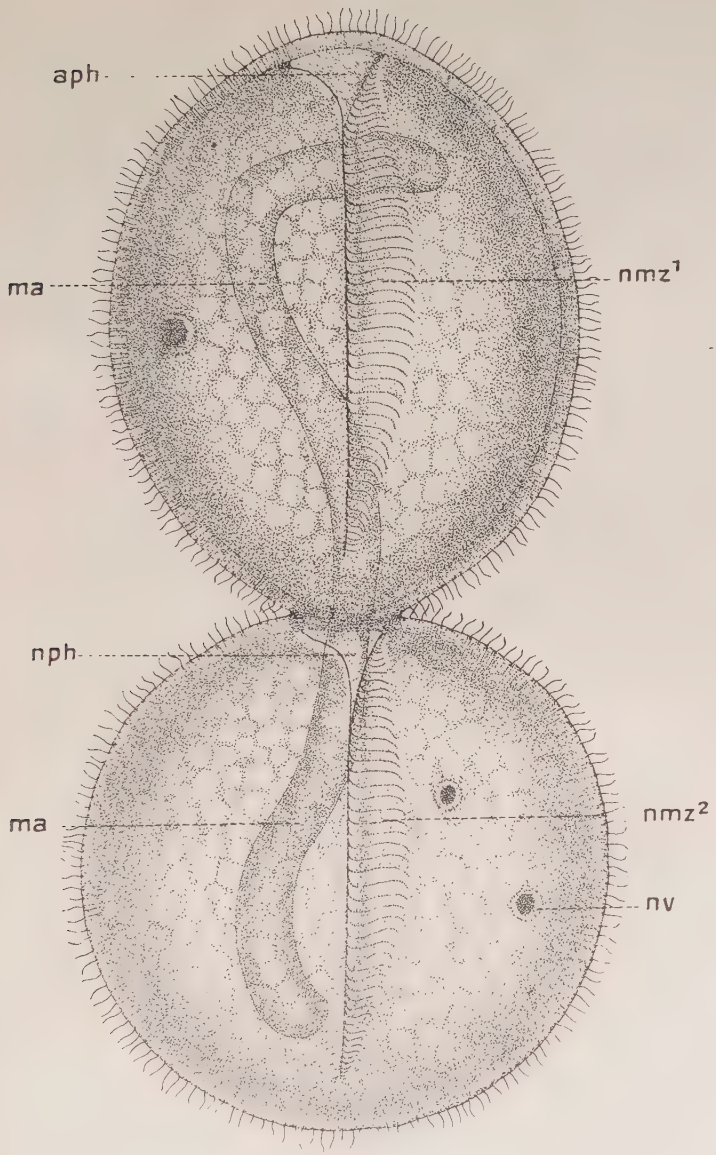


Fig. 5.

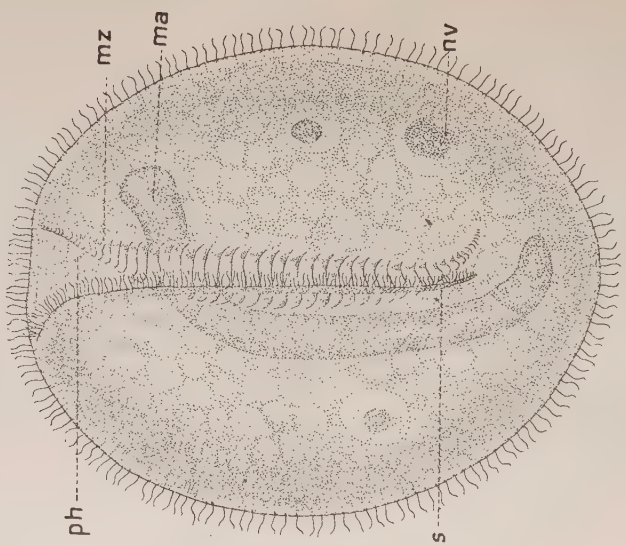


Fig. 6.

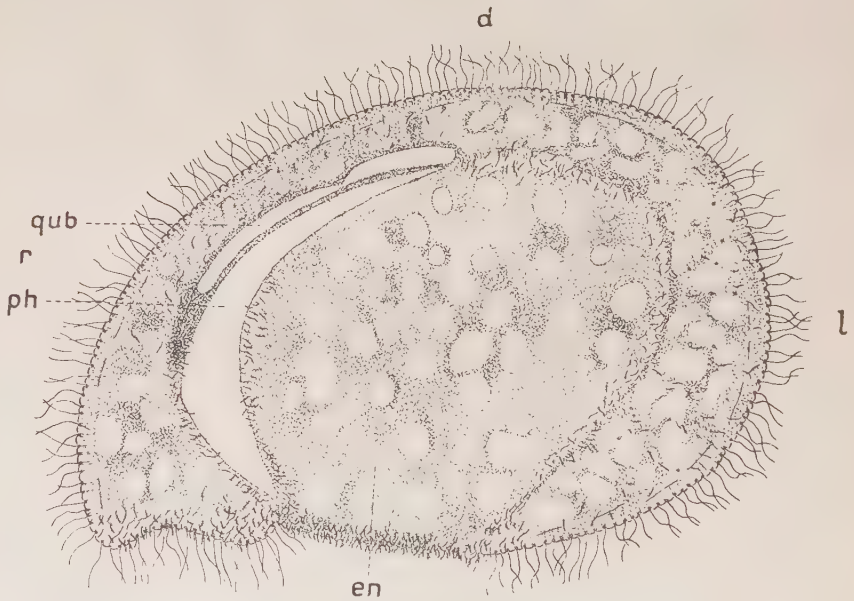
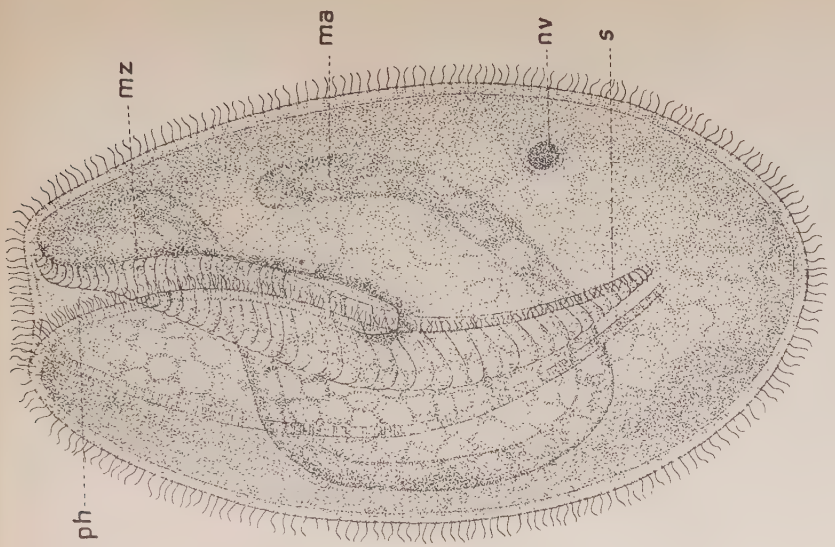


Fig. 8.


mz
ma
nv
s
ph

as
ma
ap
nmz²

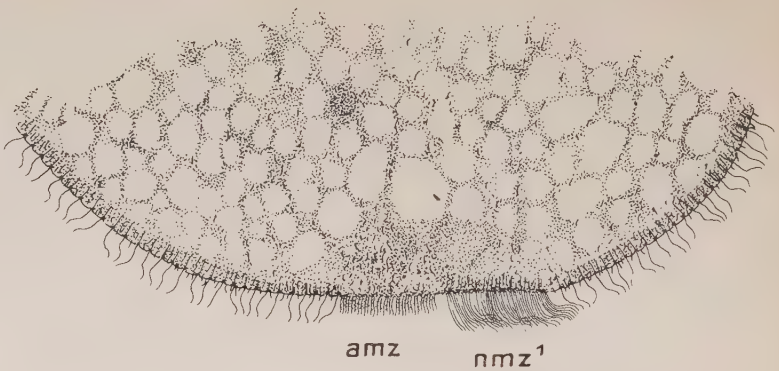


Fig. 10.

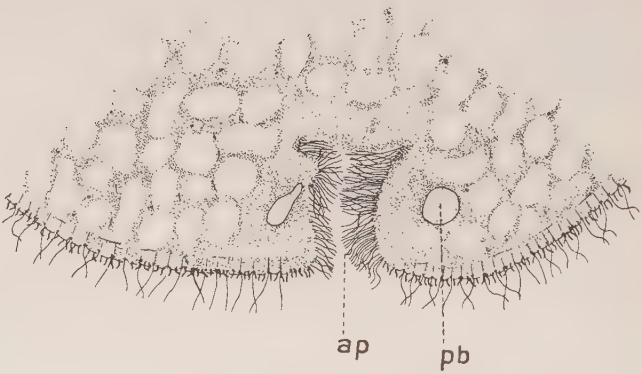


Fig. 11.

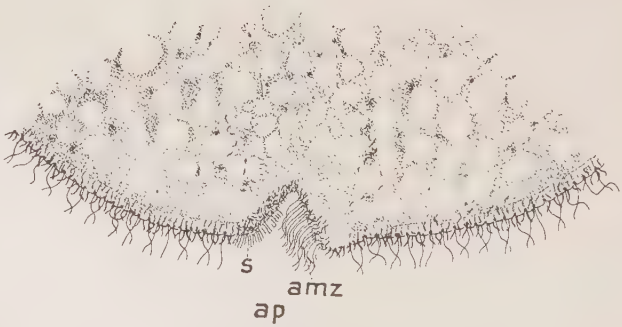


Fig. 12.

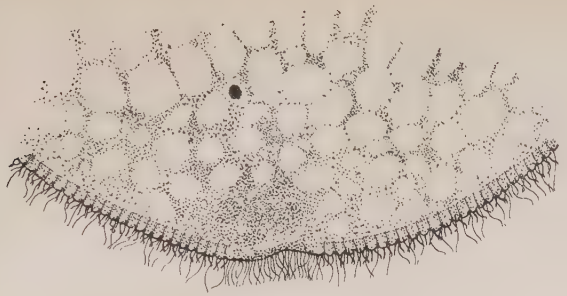


Fig. 13.

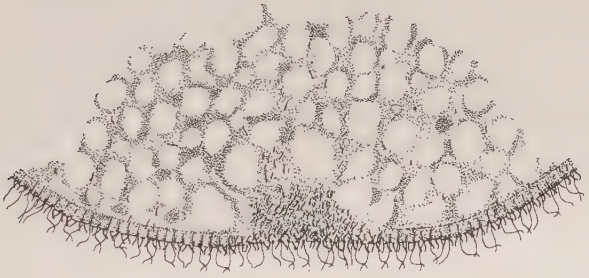


Fig. 14.

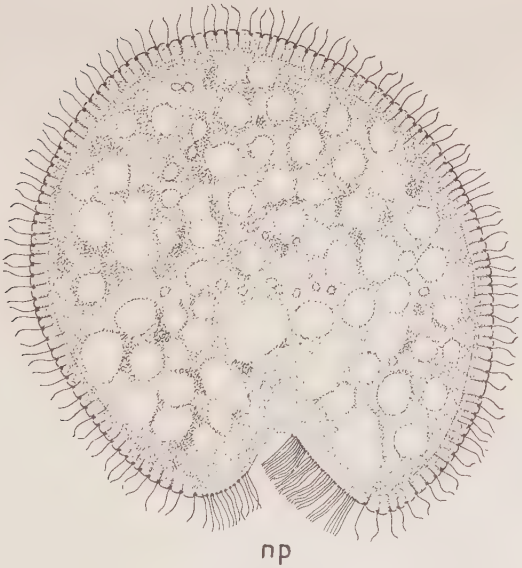


Fig. 15.

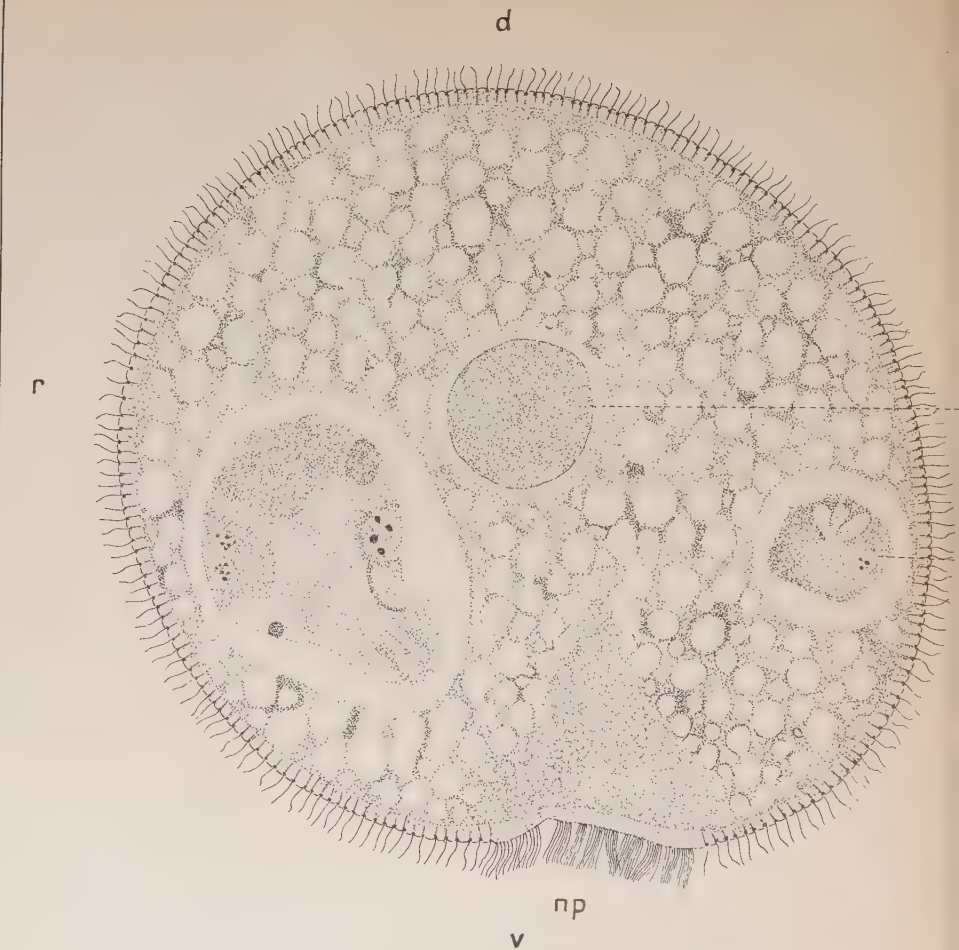


Fig. 16.

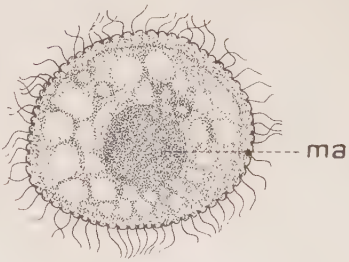


Fig. 17.

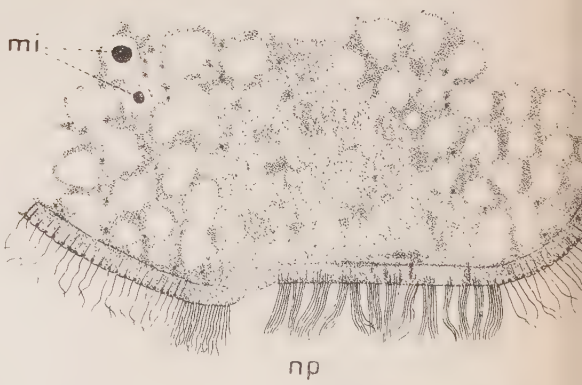


Fig. 18.

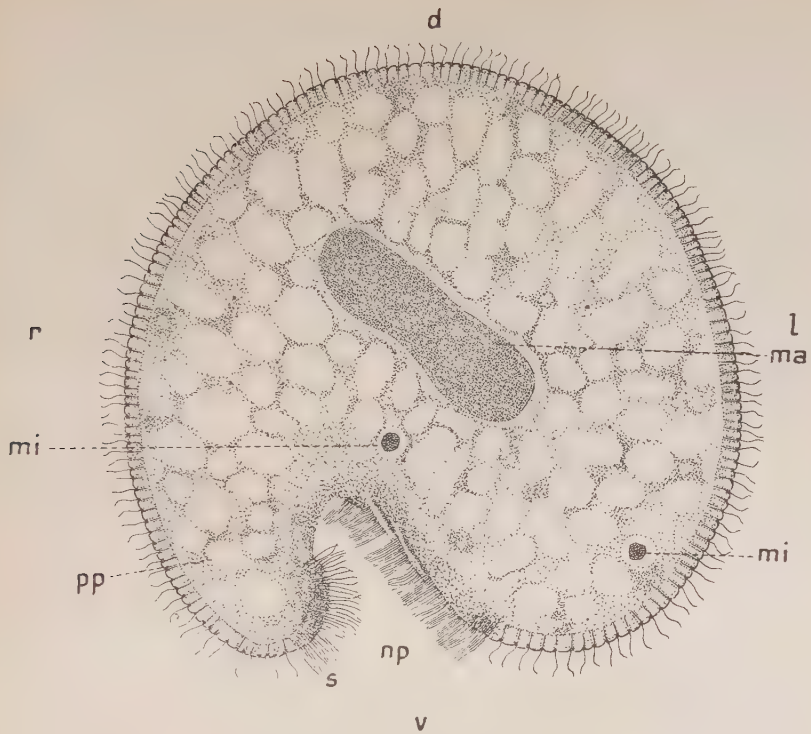


Fig. 19.

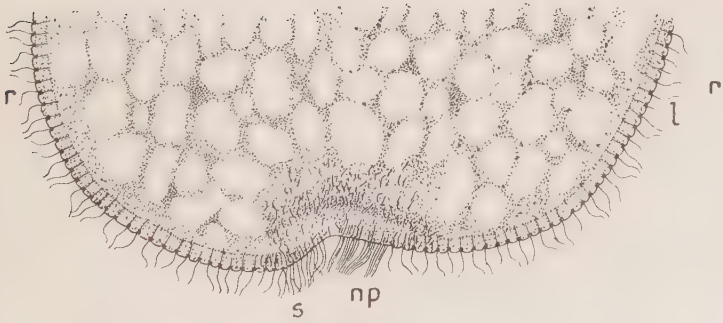


Fig. 20.

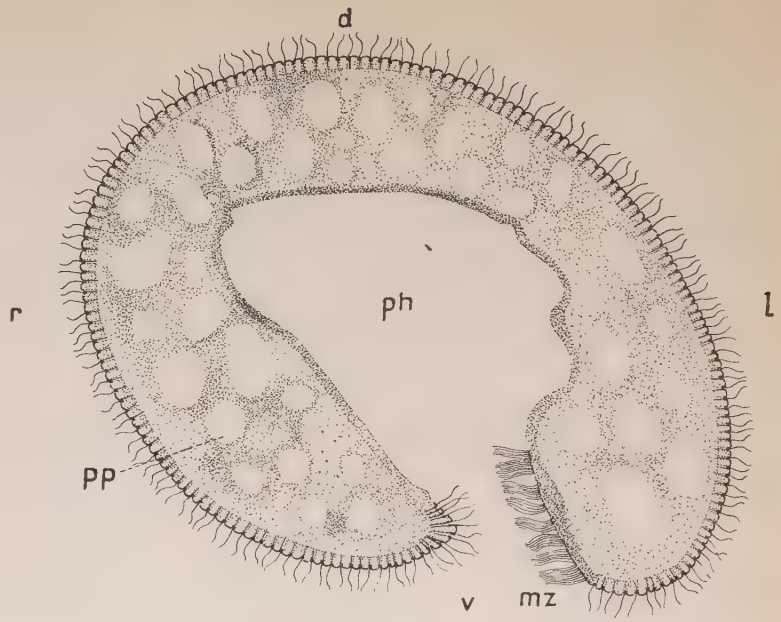


Fig. 21.

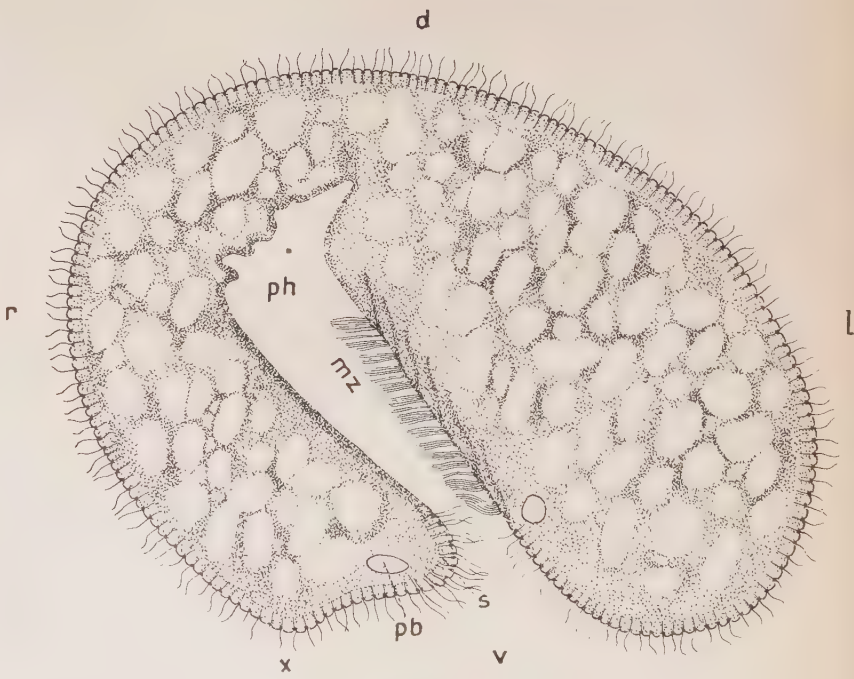


Fig. 22.

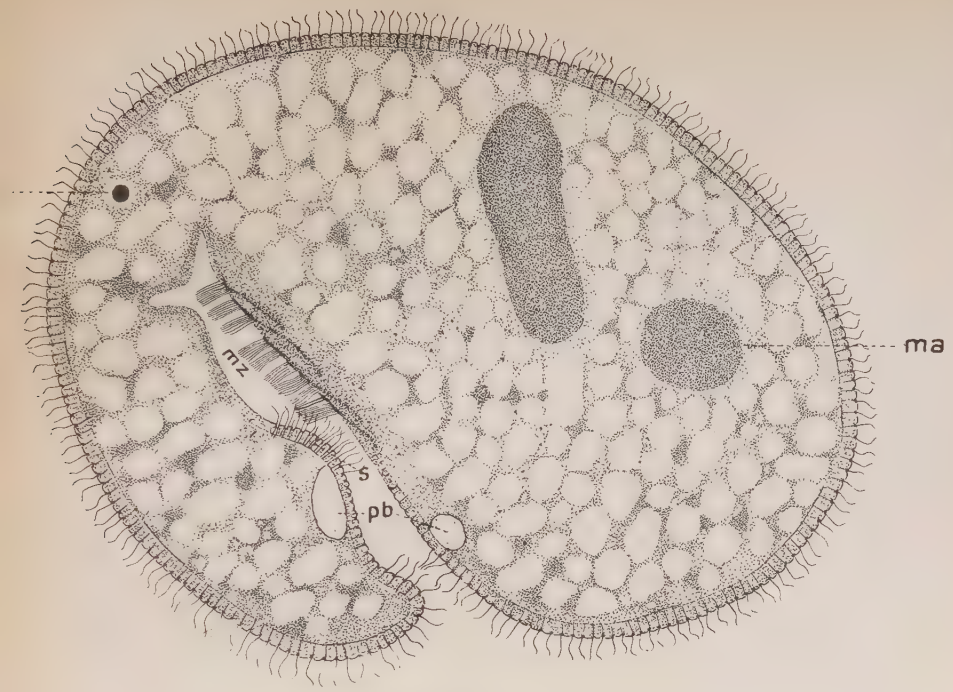


Fig. 23.

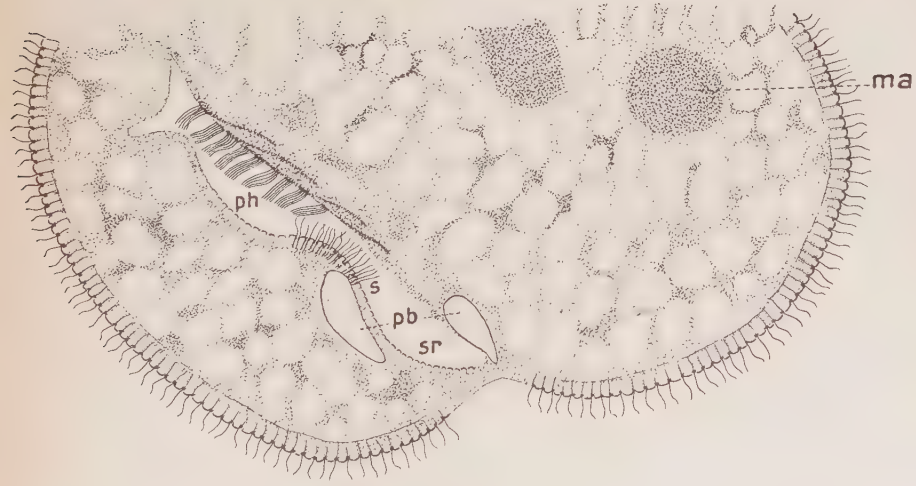


Fig. 24.

Lebenslauf.

Ich, Otto Schmähl, evangel. Bekenntnisses, preußischer Staatsangehörigkeit, wurde am 9. Mai 1898 als Sohn des Gasthofbesitzers und Landwirts Friedrich Schmähl zu Gr.-Nädlitz b. Breslau geboren. Ich besuchte die Volksschule meines Heimatortes, die Präparandenanstalt zu Prausnitz, Bez. Breslau und das Lehrerseminar zu Münsterberg in Schlesien. Nach bestandener Abgangsprüfung wurde ich im September 1917 zum Heeresdienst eingezogen. Bis zum Waffenstillstand nahm ich an den Kämpfen an der Westfront teil, wobei ich einmal verwundet wurde. Nachdem ich im Januar 1919 entlassen worden war, wurde ich am 1. April desselben Jahres im Volksschuldienst einstweilig angestellt. Nach Ablegung der Prüfung für die endgültige Anstellung im Februar 1921, nahm ich an einem zweijährigen staatlichen Kursus zur Ausbildung von Taubstummenlehrern in Breslau teil, den ich mit der Taubstummenlehrerprüfung abschloß.

Vom S.-S. 1921 ab wandte ich mich dem akademischen Studium an der Universität zu Breslau zu und zwar in den Fächern Philosophie mit Pädagogik, Zoologie und Botanik. Im Oktober 1923 bestand ich beim Provinzialschulkollegium zu Breslau das Ergänzungsexamen in Englisch. Im S.-S. 1923 wurde ich an der Philipps-Universität zu Marburg immatrikuliert und beschäftigte mich hauptsächlich mit dem Studium der Zoologie.

Meine akademischen Lehrer in Marburg waren: Korschelt, Claussen, Dittler, Jaensch, Otto, Schulze-Jena und Schaefer. Das Rigorosum bestand ich am 16. Dezember 1925.

G. Pätz'sche Buchdruckerei
LIPPERT & Co. G. m. b. H.,
::: Naumburg a. d. S. :::